



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**Efectos sobre la viabilidad y
germinación de las semillas de
Cecropia latiloba y *Cecropia
membranacea* consumidas por
*Colossoma macropomum***

Francisco Javier Luque Moreno

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
Año 2016

Efectos sobre la viabilidad y germinación de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* consumidas por *Colossoma macropomum*

Francisco Javier Luque Moreno

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magister en Ciencias – Biología

Director (a):

Ph.D., Gabriel Antonio Pinilla Agudelo

Línea de Investigación:

Ecología

Grupo de Investigación:

“Biodiversidad, biotecnología y conservación de ecosistemas”

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

Año 2016

A mis padres

“Gutta cavat lapidem, non vi, sed saepe cadendo”

Ovidio

Agradecimientos

Al Programa de Posgrado de Biología de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá por la formación recibida. A la División de Investigación Sede Bogotá por la financiación de este proyecto. A Gabriel Pinilla, por su paciencia, dedicación y apoyo en el planteamiento, búsqueda de financiación y ejecución de este proyecto. A los directores de los laboratorios de Limnología y de Semillas y Recursos Naturales, de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Amazonía, Santiago Duque y Gabriel Colorado, por su activa colaboración y consejos para este trabajo.

Al Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas (SINCHI). A Misael Rodríguez por la ayuda con la determinación del material vegetal.

A mis padres y mi hermano por su constancia, consejos, apoyo, esfuerzo y desvelos. Nada habría sido posible sin ustedes.

A Juan Monteiro y Samuel Muñoz por su tiempo y enseñanzas. A sus familias por acogerme tantas veces en sus casas.

A Tania González por sus consejos, compañía, paciencia y regaños.

A Rancho, Tere, Mini, Misa, Aleja, Tifón y JJ por alegrar mi estadía en Leticia. A Tommaso Fanciotti por las fotografías.

A todos los que olvido y que de alguna manera decidieron acompañarme durante todo este proceso.

Resumen

La dispersión de semillas es un rasgo de historia de vida importante para las plantas. Este proceso puede afectar el reclutamiento, diversidad, distribución y colonización de la vegetación. La dispersión se encuentra mediada por distintos vectores como el viento, el agua y los animales. Los vertebrados frugívoros son el vector principal de dispersión en los bosques tropicales, incluyendo peces de agua dulce, mamíferos y aves. A pesar de la gran cantidad de especies de peces frugívoros que se alimentan de un elevado número de plantas, y aún cuando son muy importantes biológica y económicamente, se han hecho menos estudios sobre el consumo de semillas y su dispersión por parte de este grupo de animales. Los lagos de Yahuaracaca se ubican en cercanías de la ciudad de Leticia, Amazona, Colombia. Se caracterizan por sus aguas con abundante material en suspensión, valores altos de conductividad, baja transparencia y una conexión continua con el río Amazonas. *Colossoma macropomum*, localmente conocida como gamitana, consume frutos y semillas de muchas plantas, entre estas *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea*. Mediante experimentos controlados, se observó que las semillas de estas especies de *Cecropia* que han pasado por todo el tracto digestivo de las gamitanas presentaron un aumento en el porcentaje de germinación y una disminución en el tiempo requerido para este proceso. También se encontró que las plántulas que germinan de estas semillas tienden a crecer más que las semillas que no presentan un tratamiento digestivo. Estos resultados sugieren que las gamitanas podrían ser un vector eficaz de dispersión de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea*.

Palabras clave: Dispersión de semillas, rasgos de historia de vida, diversidad, frugívoros.

Abstract

Seed dispersion is an important life history trait in plants. This process may affect vegetation recruitment, diversity, distribution and colonization. Different vectors like wind, water and animals mediate seed dispersion. Frugivorous vertebrates are the main dispersal vectors in the tropical rain forest. Nevertheless the great number of frugivorous fishes that feed on a vast number of plants, there have been fewer studies on consumption and seed dispersal by this group of animals. *Colossoma macropomum*, locally known as gamitana, consume fruits and seeds of many plants, among them *Cecropia latiloba* and *Cecropia membranacea*. By means of controlled experiments, it was observed that the seeds of these species of *Cecropia* that have circulated through the whole digestive tract of the gamitanas, displayed an enhancement in the germination process. In addition seedlings growing from these seeds tend to be taller than those seeds without a digestive treatment. These results suggest that gamitanas could be an efficient dispersal vector for the seeds of *Cecropia latiloba* and *Cecropia membranacea*.

Keywords: Seed dispersion, life history traits, diversity, frugivory.

Contenido

1. Marco teórico.....	3
1.1 Esquema conceptual del proyecto.....	3
1.2 Dispersión de semillas: su importancia y la de sus dispersores.....	4
1.3 Pulso de inundación: su relación con los peces y las plantas.....	5
1.4 Especies de estudio	6
1.4.1 <i>Colossoma macropomum</i> , la gamitana	6
▪ Clasificación taxonómica	6
▪ Distribución.....	6
▪ Dieta	8
▪ Ecología	8
1.4.2 <i>Cecropia latiloba</i>	9
▪ Clasificación taxonómica	9
▪ Distribución.....	9
▪ Frutos, semillas y dispersión.....	10
▪ Ecología	12
1.4.3 <i>Cecropia membranacea</i>	13
▪ Clasificación taxonómica	13
▪ Distribución.....	13
▪ Frutos, semillas y dispersión.....	14
▪ Ecología	15
2. Planteamiento del problema.....	17
2.1 Justificación.....	17
2.2 Preguntas de investigación	19
2.3 Objetivos	19
3. Materiales y métodos	21
3.1 Área de estudio	21
3.2 Métodos de muestreo y obtención de peces y semillas	23
3.2.1 Gamitanas	23
3.2.2 Semillas de <i>C. latiloba</i> y <i>C. membranacea</i>	24
3.3 Experimentos de ingestión y germinación	25
3.4 Viabilidad de las semillas germinadas	30
3.5 Análisis de los datos de germinación.....	31
3.6 Análisis de los resultados de los tratamientos experimentales	32
4. Resultados.....	35
4.1 Variables físicas y químicas de las piscinas	35
4.2 Tamaños de los individuos de <i>Colossoma macropomum</i> , Gamitana.....	35

4.3	Tamaños de las semillas de <i>Cecropia latiloba</i> y <i>Cecropia membranacea</i>	36
4.4	Germinación	36
4.4.1	<i>Cecropia latiloba</i>	36
4.4.2	<i>Cecropia membranacea</i>	43
4.4.3	Viabilidad.....	50
5.	Discusión.....	54
5.1	Variables físicas y químicas de las piscinas.....	54
5.2	Efecto del tamaño de <i>Colossoma macropomum</i> sobre las semillas	55
5.3	Germinación	56
5.3.1	Germinación de <i>C. latiloba</i>	56
5.3.2	Germinación de <i>C. membranacea</i>	57
5.3.3	Efectos generales sobre la germinación de las especies de <i>Cecropia</i>	58
5.4	Viabilidad	60
5.5	Reflexiones sobre el papel de <i>Colossoma macropomum</i> como dispersor de semillas de <i>Cecropia latiloba</i> y <i>Cecropia membranacea</i>	61
6.	Conclusiones	65
7.	Recomendaciones	67
8.	Anexos: Especies de estudio.....	69
8.1.1	<i>Colossoma macropomum</i> , la gamitana	69
▪	Características morfológicas	69
▪	Reproducción	70
▪	Amenazas sobre la especie, situación actual y estado de conservación	71
8.1.2	<i>Cecropia latiloba</i>	71
▪	Características morfológicas	71
▪	Fenología	72
▪	Polinización	73
▪	Usos y nombres comunes	73
8.1.3	<i>Cecropia membranacea</i>	74
▪	Características morfológicas	74
▪	Fenología	75
▪	Polinización	76
▪	Usos y nombres comunes	76

Lista de figuras

Figura 1-1: Esquema conceptual del estudio. Se presentan las especies de estudio y la relación entre ellas, lugares de distribución y preguntas de investigación. La gamitana es una especie que consume frutos de plantas como los yarumos, especialmente durante las fases de inundación. El estudio buscó valorar el efecto de este consumo sobre la germinación de las semillas de dichas plantas.	3
Figura 1-2: Mapa de la distribución ordinal de <i>C. macropomum</i> en Colombia. Las líneas amarillas muestran los ríos principales donde se encuentra la especie. Fuente: Http://biomodelos.humboldt.org.co/models/visor	7
Figura 1-3: Distribución geográfica de <i>C. latiloba</i> . Las líneas indican el patrón general de distribución de la especie en Suramérica y los puntos lo sitios de colecta. Adoptado de Franco-Rosselli y Berg, 1997.	10
Figura 1-4: Frutos y hojas de <i>Cecropia latiloba</i>	11
Figura 1-5: Distribución geográfica de <i>C. membranacea</i> . Las líneas indican el patrón general de distribución de la especie en Suramérica y los puntos lo sitios de colecta. Adoptado de Franco-Rosselli y Berg, 1997.	14
Figura 1-6: Frutos y hojas de <i>Cecropia membranacea</i>	14
Figura 3-1: Localización del área de estudio. Adoptado de Andramunio-Acero, 2013. ...	22
Figura 3-2: Izquierda: obtención de los individuos de <i>Colossoma macropomum</i> ; derecha superior: introducción en bolsas de plástico; derecha inferior: transporte de los individuos.	24
Figura 3-3: Obtención manual de los frutos.	25
Figura 3-4: Montaje de las piscinas experimentales.	26
Figura 3-5: Procedimiento experimental para los ensayos de ingestión y germinación de las semillas de <i>Cecropia</i>	30
Figura 4-1: Porcentajes de germinación de las semillas de <i>C. latiloba</i> en los cuatro tratamientos y en todas las réplicas. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa	

mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.37

Figura 4-2: Porcentajes acumulados de germinación para todas las réplicas de los tratamientos de germinación de las semillas de *C. latiloba*. Lavadas: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Est6magos: semillas tomadas directamente de los est6magos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo.38

Figura 4-3: Porcentaje de germinación de los cuatro tratamientos en *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.39

Figura 4-4: Prueba de Tukey para el porcentaje de germinación en los tratamientos llevados a cabo con las semillas de *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.39

Figura 4-5: Índice de velocidad de emergencia (ERI) para *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.41

Figura 4-6: Prueba de Tukey para el índice de velocidad de emergencia (ERI) para *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.41

Figura 4-7:Tiempo medio de germinación (MTG) en *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.42

Figura 4-8: Prueba de Tukey para el tiempo medio de germinación de *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los est6magos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.42

Figura 4-9: Porcentajes de germinación de *C. membranacea* para cada uno de los tratamientos y réplicas. Lavadas: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Est6magos: semillas tomadas directamente de los est6magos.44

Figura 4-10: Porcentajes acumulados de germinación para todas las réplicas de los tratamientos de germinación de las semillas de <i>C. membranacea</i> . Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo.....	44
Figura 4-11: Porcentaje de semillas germinadas para los tratamientos de <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.....	45
Figura 4-12: Prueba de Tukey llevado a cabo para los tratamientos de las semillas de <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.	46
Figura 4-13: Índice de velocidad de emergencia para <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.....	48
Figura 4-14: Prueba de Tukey para el índice de velocidad de emergencia de <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.	48
Figura 4-15: Gráfica de cajas para el tiempo medio de germinación de <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.....	49
Figura 4-16: Prueba de Tukey para el tiempo medio de germinación de <i>C. membranacea</i> . Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.....	50
Figura 4-17: Alturas máximas (mm) de las plántulas de <i>C. latiloba</i> . Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.	51
Figura 4-18: Germinación de las semillas provenientes de los tratamientos. Izquierda: <i>C. latiloba</i> ; en medio: <i>C. membranacea</i> ; derecha: ambas especies, en el extremo derecho <i>C. latiloba</i> y a la izquierda <i>C. membranacea</i>	52

X	Efectos sobre la viabilidad y germinación de las semillas de <i>Cecropia latiloba</i> y
VI	<i>Cecropia membranacea</i> consumidas por <i>Colossoma macropomum</i>

Figura 4-19: Alturas máximas (mm) de las plántulas de *Cecropia membranacea*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.52

Figura 8-1: Elaboración del mambe con las cenizas de las hojas de *Cecropia latiloba*. Fotografías de Tommaso Fanciotti.74

Lista de tablas

Tabla 3-1: Diseño experimental para el desarrollo del trabajo de campo y laboratorio. .. 28

Tabla 4-1: Medias y desviaciones estándar de las variables físico-químicas del agua de las piscinas. 35

Tabla 4-2: Medias y desviaciones estándar de las medidas tomadas a los ejemplares de gamitana para cada una de las especies vegetales. Se presentan los valores máximos y mínimos en la medición de la longitud estándar. LE= Longitud estándar, LT=longitud total, AB= Ancho boca, AM= Apertura máxima, LP= Longitud premaxilar, LI= Longitud intestino, W= Peso. 36

Tabla 4-3: Medias y desviación estándar de longitud y ancho de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea*. 36

Tabla 4-4: Análisis de germinación de las semillas de *C. latiloba* consumidas por *Colossoma macropomum* usando la capacidad de germinación (GC), tiempo mínimo de imbibición (T_{mi}) y tiempo en el cual el 50% de las semillas germinadas germinaron (T_{50}) 40

Tabla 4-5: Análisis de germinación de las semillas de *C. membranacea* consumidas por *Colossoma macropomum* usando la capacidad de germinación (GC), tiempo mínimo de imbibición (T_{mi}) y tiempo en el cual el 50% de las semillas germinadas germinaron (T_{50}). 46

Tabla 4-6: Alturas medias y desviaciones estándar de las plántulas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* en cada uno de los tratamientos. 53

Introducción

La dispersión y consumo de semillas por parte de los vertebrados es un proceso ecológico complejo y ampliamente distribuido que puede afectar e influenciar el reclutamiento, la distribución espacial y la diversidad de las plantas (Herrera, 2002; Correa *et al.*, 2007). Por medio de este proceso se puede escapar de los depredadores, encontrar lugares propicios que favorezcan la germinación y el crecimiento, alcanzar lugares lejanos para promover la colonización y aumentar los rangos de ocupación (Anderson *et al.*, 2009), y, finalmente, reducir la competencia con el parental y con otras semillas (Tiffney, 2004).

Los procesos de dispersión están mediados por distintos vectores abióticos y bióticos. Hay frutos que flotan y se dispersan por el agua (hidrocoria), frutos que presentan alas o penachos que permiten su dispersión por viento (anemocoria), frutos balísticos que pueden explotar y lanzar sus semillas varios metros y frutos con pulpa llamativa y nutritiva que atrae a consumidores vertebrados e invertebrados (zoocoria; Howe y Smallwood, 1982).

Con respecto a los frutos comestibles, en los hábitats tropicales las aves, los primates y los roedores son los vertebrados que más se han estudiado en relación con la frugivoría y la dispersión de semillas (Galleti *et al.*, 2008). Sin embargo, en la Amazonia tropical se ha registrado la presencia de semillas intactas en los tractos digestivos de otros grupos de vertebrados como los peces, lo que puede ser un indicador del posible papel dispersor por parte de estos vertebrados acuáticos (Goulding, 1980; Kubitzki y Ziburski, 1994; Mannheimer y Bevilacqua, 2003).

A pesar de que la dispersión de semillas por peces fue reportada hace más de 100 años (Tiffney, 2004), y que existe una creciente evidencia para confirmar este papel, la función dispersora en este grupo de vertebrados ha recibido menos atención y cuenta con una menor cantidad de trabajos (Anderson *et al.*, 2009). Las investigaciones que se han realizado son muy pocas y la evidencia directa para sustentar esta hipótesis es muy reciente (Correa *et al.*, 2007; Galletti *et al.*, 2008; Lucas, 2008).

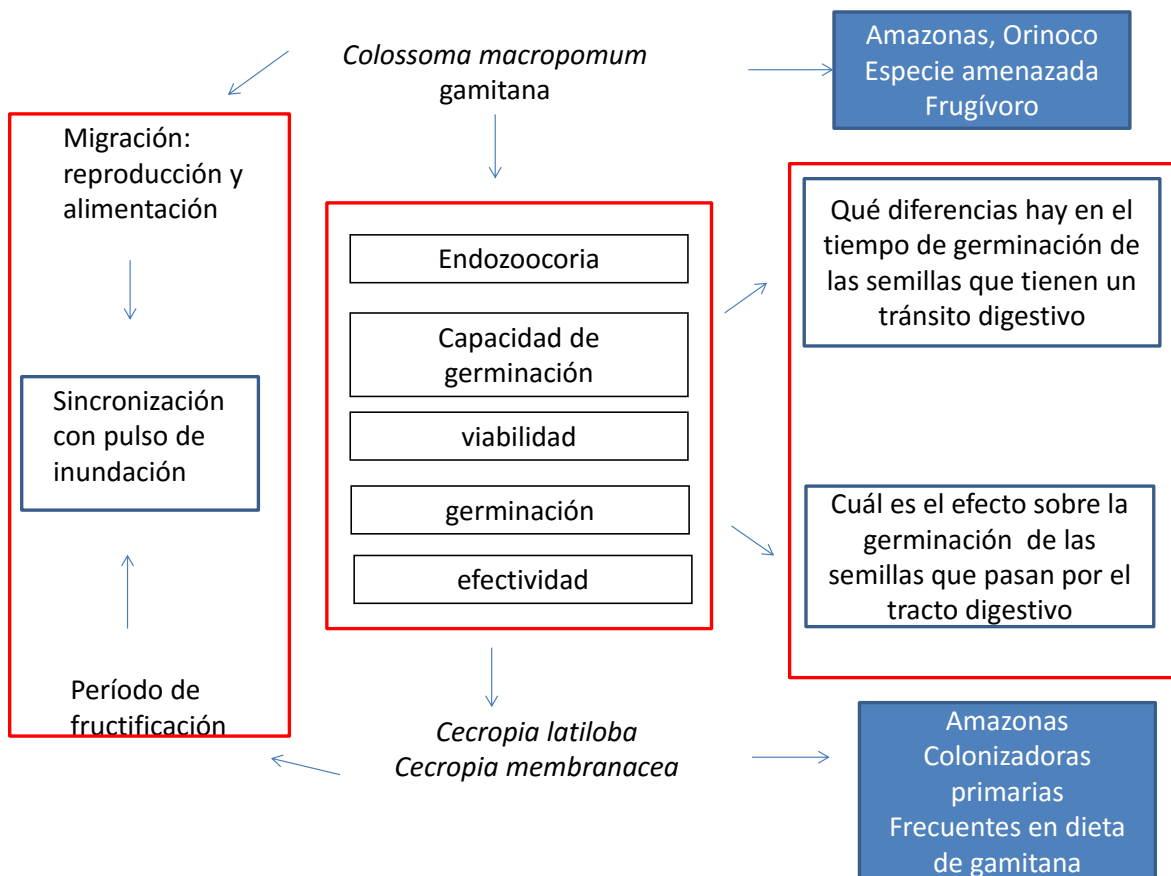
En Colombia son muy pocas las investigaciones referentes al consumo y dispersión de semillas por parte de los peces (Blanco-Parra y Bajarano-Rodríguez, 2006; Correa, 2012). La mayoría de estos trabajos se han realizado fuera del país. En ellos se ha encontrado que algunas especies de peces pueden dispersar las semillas de un gran número de plantas. Sin embargo, el posible efecto que hay sobre las semillas una vez han pasado por el tracto digestivo se desconocen. ¿Podrían ser efectivos los peces como dispersores de semillas?, ¿son viables las semillas luego de ser consumidas?, ¿hay algún efecto sobre la capacidad de germinación de las semillas que son consumidas? Estas son algunas preguntas cuyas respuestas aún se desconocen y requieren investigaciones que las aborden. Por lo tanto, en el presente trabajo se estudió la germinación y viabilidad de semillas de dos especies de *Cecropia* consumidas por la gamitana *Colossoma macropomum* mediante un experimento realizado en la ciudad de Leticia, Colombia.

1.Marco teórico

1.1 Esquema conceptual del proyecto

La Figura 1-1 muestra el esquema conceptual del trabajo, en cual se puede observar las relaciones entre las especies con las cuales se trabajó, junto con su importancia y con las preguntas de investigación evaluadas.

Figura 1-1: Esquema conceptual del estudio. Se presentan las especies de estudio y la relación entre ellas, lugares de distribución y preguntas de investigación. La gamitana es una especie que consume frutos de plantas como los yarumos, especialmente durante las fases de inundación. El estudio buscó valorar el efecto de este consumo sobre la germinación de las semillas de dichas plantas.



1.2 Dispersión de semillas: su importancia y la de sus dispersores

La dispersión de semillas es un tema de gran importancia para el entendimiento de las dinámicas poblacionales de las plantas, la estructura de la comunidad vegetal, el flujo de genes, el mantenimiento de la biodiversidad y la restauración ecológica, entre otros aspectos (Jordano *et al.*, 2007). Esto ha llevado a un rápido incremento de la literatura sobre este tema y a que se considere implícitamente que la dispersión de semillas es efectiva, lo que significa que las semillas no sólo se propagan adecuadamente, sino que se establecen exitosamente (Schupp *et al.*, 2010).

Los animales son los mayores dispersores de frutas y semillas. Casi el 30% de las familias de angiospermas se dispersan bióticamente y otro 22% lo hace con mecanismos mixtos de dispersión bióticos y abióticos (Tiffney, 2004). Por otra parte, cerca del 64% de las familias de las gimnospermas son dispersadas de forma biótica (Herrera, 1989). Estas interacciones entre las plantas y los animales son una parte integral de la biología de cada una de las especies implicadas y hacen parte del funcionamiento del ecosistema (Herrera, 2002; Tiffney, 2004).

En los trópicos cerca del 90% de las especies de árboles dependen de los vertebrados frugívoros para dispersar sus semillas (Howe y Smallwood, 1982). Este mutualismo se ha estudiado principalmente en grupos como mamíferos y aves (Galetti *et al.*, 2008), y hasta hace pocas décadas comenzó a considerarse a los peces como un vector importante para la dispersión de las semillas. Incluso se cree que estos organismos fueron los primeros vertebrados en desarrollar esta función (Tiffney, 2004).

La dispersión de semillas por peces, o ictiocoria, es una interacción ecológica antigua cuyo estudio ha comenzado a tomar auge debido a la creciente evidencia que demuestra que el consumo de frutas por parte de los peces no es un proceso infrecuente y extraordinario que concierna sólo a ciertas especies de plantas y animales en un área determinada (Correa *et al.*, 2007; Lucas, 2008; Anderson *et al.*, 2009). Por el contrario, es un evento que se ha documentado en todas las regiones biogeográficas e involucra a más de 275 especies de peces y varias especies de plantas (Horn *et al.*, 2011). Algunos de estos taxones ícticos alcanzan grandes tallas y se caracterizan por tener una alta movilidad

(Correa *et al.*, 2007; Anderson *et al.*, 2011), pueden ingerir grandes volúmenes de frutas y tener efectos positivos sobre la germinación de las semillas (Kubitzki y Ziburski, 1994; Anderson *et al.*, 2009); además tienen tiempos prolongados de retención del alimento en sus estómagos (Anderson *et al.*, 2011). Todos estos atributos influyen en su efectividad como dispersores (Schupp *et al.*, 2010).

Hay diferentes formas en que los frugívoros afectan directamente la germinación durante el proceso de la ingestión de las frutas. Por ejemplo, el consumidor remueve la pulpa que rodea la semilla; esta pulpa puede disminuir o incluso impedir la germinación (Robertson *et al.*, 2006). La materia fecal que rodea la semilla tiene un potencial efecto fertilizador y la testa de la semilla puede escarificarse mecánica o químicamente a través del tránsito en el tracto digestivo. Esta última característica depende en gran medida de diferentes factores que competen tanto a la especie dispersora, tales como la longitud del tracto digestivo y la presencia de fluidos digestivos, como a los rasgos de la especie dispersada, por ejemplo, la composición y textura de la pulpa y el tamaño de la semilla (Samuels y Levey, 2005; Traveset *et al.*, 2008).

1.3 Pulso de inundación: su relación con los peces y las plantas

Los grandes ríos con sus planicies de inundación son la característica principal de la región hidrográfica que ocupa *Colossoma macropomum*, conocida como gamitana en la región amazónica. El río Amazonas funciona como una gran represa natural, con prolongados periodos de inundación a lo largo de su cuenca media y baja. Esto se debe principalmente a las diferencias temporales de precipitación entre los tributarios de los hemisferios norte y el sur del Ecuador en la región Amazónica. Durante los meses de abril y mayo la parte sur presenta su pico más elevado durante la inundación, mientras que la parte norte comienza a inundarse dos o tres meses después, con lo cual agrega una mayor cantidad de agua a la parte media del río, lo que hace que se mantenga inundada hasta mediados de julio y agosto (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

La migración de la gamitana se inicia en noviembre, cuando los niveles en los ríos son aún altos (Mojica *et al.*, 2012). Se desplaza hacia los tributarios de aguas negras y claras para luego internarse en las planicies inundadas para alimentarse de las frutas y semillas que

encuentra. Tan pronto las aguas comienzan a retroceder, los adultos vuelven al cauce principal de los ríos, donde pasan la temporada de aguas bajas (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

El cambio en los niveles de agua a lo largo de la cuenca del río Amazonas no sólo afecta a los peces sino también a las plantas. Los patrones fenológicos encontrados en diferentes estudios muestran la coincidencia temporal entre la inundación de las planicies y la fructificación de las especies de plantas que las conforman (Kibutzki y Ziburski, 1994). *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* comienzan su período de fructificación a finales de mayo, con un máximo entre junio y agosto (Kibutzki y Zirbuski, 1994). Las semillas de ambas especies comienzan su germinación durante el mes de septiembre, fase de la inundación en la cual los niveles de agua comienzan a retroceder y el suelo emerge (Kibutzki y Ziburski, 1994).

La sincronización del periodo de inundación con la migración y desove de los peces, junto con la fructificación de las plantas, ha recibido atención desde hace muchos años y dio origen a la hipótesis de la acción de los peces como dispersores de semillas.

1.4 Especies de estudio

1.4.1 *Colossoma macropomum*, la gamitana

▪ **Clasificación taxonómica**

Reino: Animalia

Clase: Actinopterygii

Orden: Characiformes

Familia: Characidae

Género: *Colossoma*

Especie: *Colossoma macropomum*

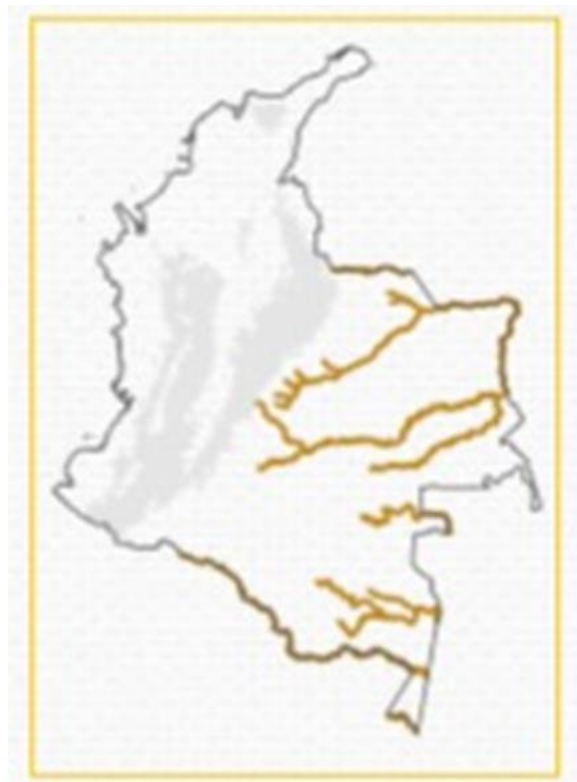
▪ **Distribución**

Se encuentra ampliamente distribuida en el norte de Suramérica, en Colombia, Brasil, Venezuela, Perú y Bolivia, encontrando su mayor rango de distribución a lo largo de las

cuencas del Orinoco y el Amazonas (Mago-Leccia, 1970). La mayor área de distribución de la especie se da en la cuenca del río Amazonas, en donde se calcula que alcanza los 2 millones de kilómetros cuadrados (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

En Colombia habita las subcuencas de grandes ríos de la Amazonia y Orinoquia como: Amazonas, Putumayo, Caquetá, Apaporis, Mirití-paraná, Guaviare, Meta, Casanare, Tomo, Vichada y Arauca (Figura 1-2). Sin embargo, esta especie fue trasplantada a las cuencas del Magdalena, Cauca y Atrato donde se convirtió en parte importante de sus pesquerías (Mojica *et al.*, 2012) y a otras partes del país, con fines de piscicultura (Gutiérrez, 2006).

Figura 1-2: Mapa de la distribución ordinal de *C. macropomum* en Colombia. Las líneas amarillas muestran los ríos principales donde se encuentra la especie. Fuente: [Http://biomodelos.humboldt.org.co/models/visor](http://biomodelos.humboldt.org.co/models/visor)



▪ **Dieta**

La dieta de la gamitana varía a lo largo de la ontogenia. Las larvas se alimentan exclusivamente de la yema, la cual le permite un crecimiento rápido durante los primeros días. Al terminar esta reserva las larvas comienzan a alimentarse de micro invertebrados, prefiriendo los cladóceros, rotíferos y copépodos aunque también logra alimentarse de las larvas de Chironomidae. La dieta se mantiene constante hasta que alcanza los 15 mm de longitud, momento a partir del cual dejan de ser considerados larvas (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

Los juveniles continúan consumiendo zooplancton, insectos y arroz (*Oryza* sp.), aunque se han reportado y capturado individuos que desde los 10 cm se encontraron bajo los árboles consumiendo frutas y semillas (Goulding, 1980). Cuando son adultos las frutas y semillas que encuentran en las planicies inundadas son su mayor fuente de alimento, aunque no dejan de utilizar su grandes braquiespinas para filtrar y consumir zooplancton.

▪ **Ecología**

Al comienzo de la época de lluvias, cuando los caudales en los ríos aún son bajos, los adultos comienzan un movimiento contra corriente para desovar a lo largo de las riberas. Una vez los ríos y afluentes han alcanzado los niveles de inundación, adultos, juveniles y larvas entran en las planicies inundadas para alimentarse. Al comienzo de la temporada seca, cuando los niveles del agua comienzan a disminuir, los adultos regresan a los canales principales y generalmente se ubican cerca de las orillas, cubriéndose con la vegetación riparia (Lucas *et al.*, 2001).

La abundancia de juveniles y el bajo número de adultos encontrados en los lagos que se crean con las crecientes de las aguas, sugieren que estos hábitats son esenciales como guarderías que permiten el desarrollo de los individuos de esta especie (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

En la cuenca del río Orinoco, *C. macropomum* realiza su migración entre marzo y junio, cuando comienzan a crecer los niveles de los ríos. Se sabe que realiza estos movimientos junto con otras especies de grandes bagres y carácidos como *Pseudoplatystoma*

metaense, *Zungaro zungaro*, *Piaractus brachypomum* y *Prochilodus mariae* (Ramirez-Gil y Ájico-Martínez, 2002).

Suelen ubicarse en los estratos medio y superficial de la columna de agua (Arias y Vázquez, 1988; Goulding, 1980), desarrollándose sin problemas en aguas con temperaturas entre los 23 y 30 °C; el óptimo de concentración de oxígeno está entre 3 y 6,5 mg/L (Salinas y Agudelo, 2000), aunque puede aguantar bajas concentraciones por cortos periodos de tiempo. Alcanzan la madurez sexual a los 58 y 62 cm de longitud en la Amazonía brasilera y en la Amazonia boliviana, respectivamente, aunque existen reportes de hembras sexualmente maduras a los 45 cm, siendo un animal que puede alcanzar 90 cm y 30 Kg (Araujo-Lima y Goulding, 1997; Mojica *et al.*, 2012).

1.4.2 *Cecropia latiloba*

▪ *Clasificación taxonómica*

Reino: Plantae

Clase: Mangoliopsida

Orden: Rosales

Familia: Urticaceae

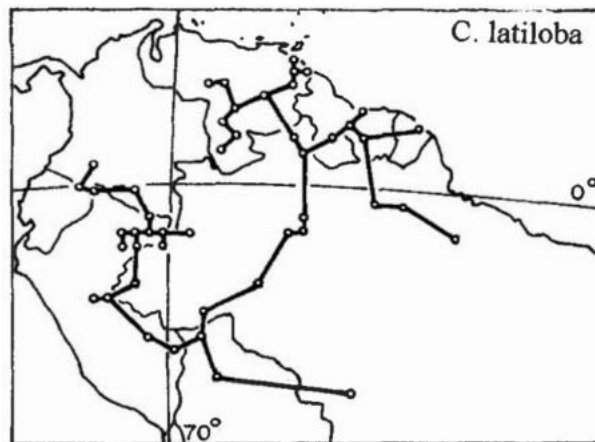
Género: *Cecropia*

Especie: *Cecropia latiloba*

▪ *Distribución*

El género *Cecropia* es estrictamente Neotropical y se encuentra distribuido desde el sur de México hasta el norte de Argentina, ubicándose en las áreas húmedas entre los 0 y los 2600 msnm. *Cecropia latiloba* presenta una distribución geográfica a lo largo de las planicies de inundación en las cuencas de los ríos de aguas blancas en Brasil, Perú, Colombia, Venezuela y las Guayanas (Parolin, 2002; Figura 1-3). Sin embargo, también es posible encontrarla asociada a los ríos de aguas oscuras pobres en nutrientes y aireación.

Figura 1-3: Distribución geográfica de *C. latiloba*. Las líneas indican el patrón general de distribución de la especie en Suramérica y los puntos lo sitios de colecta. Adoptado de Franco-Rosselli y Berg, 1997.



▪ **Frutos, semillas y dispersión**

Las espigas femeninas de esta planta se desarrollan en frutos múltiples en forma de drupa. Estas contienen muchos frutos diminutos, cada uno con una semilla. El fruto se conoce con el nombre de aquenio. Este se encuentra envuelto por un perianto carnoso, de color verde, constante aún incluso cuando el fruto se encuentra maduro. Presentan varias formas que pueden variar entre elípticos, ovoides, obovoides u oblongoide. El pericarpo es tuberculado en la mayoría de individuos, aunque es posible hallarlo liso; su color puede variar en diferentes tonalidades de café (Berg *et al.*, 2005) (Figura 1-4).

Figura 1-4: Frutos y hojas de *Cecropia latiloba*.



La testa es muy delgada, con los cotiledones iguales y rectos entre el endospermo. La germinación es activada por luz solar, cambios de temperatura, humedad y precipitación (Holthuijzen y boerboom, 1982; Vázquez-Yanes y Smith, 1982).

La producción de semillas por parte de individuos adultos puede llegar a millones de estas. Parolin (2002) encontró una media de 5000 semillas por drupa, con un peso seco de 25,8 g y para la semilla de 0,002 g. No presentan tolerancia a la desecación, tampoco un periodo de dormancia y no necesariamente requieren de la luz directa para la germinación.

El alto número de semillas que produce *C. latiloba* le permite disponer de un abundante banco de semillas, el cual es repuesto seguidamente por medio de la dispersión y puede permanecer viable hasta por 5 años (Kubitzki y Ziburski, 1994). Junto con su amplia distribución, su abundancia y presencia continua le permiten desempeñar un papel importante como fuente de alimento para diferentes especies de animales frugívoros. Por esta razón las semillas son principalmente dispersadas por medio de aves, murciélagos, primates, zarigüeyas y peces (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Stevenson *et al.*, 2000; Lobova *et al.*, 2003). Sin embargo, como otras especies del género que tienen presencia

a lo largo de las riberas de los ríos, puede dispersarse por el agua, ya que las partes maduras de los frutos pueden flotar debido al aire en el indumento que se encuentra en el perianto (Kubitzki y Ziburski, 1994).

▪ **Ecología**

C. latiloba es una especie siempre verde que produce hojas nuevas constantemente, incluso durante el período de inundación, cuando su producción decae, pero no se detiene. Puede alcanzar una altura de 20 m y llegar a una edad máxima de 20 años (Worbes *et al.*, 1992).

Presenta intolerancia a la sombra y es una de las principales pioneras en la colonización de áreas que quedan expuestas por la actividad de erosión y sedimentación en riberas y zonas de derrumbes, además de las planicies de inundación, como también en los claros generados naturalmente (Parolin *et al.*, 2002; Parolin, 2003). Forma rodales monoespecíficos en lugares que presentan perturbaciones a lo largo de los cauces de los ríos y no se presenta en el bosque cerrado. Inicia la secuencia en la sucesión que conlleva a bosques diversos y se encuentra adaptada a las condiciones difíciles para el crecimiento que se presentan en la Amazonía (Worbes *et al.*, 1992, Parolin, 2002).

Se ubica principalmente en las riberas de los ríos de aguas blancas ricas en nutrientes y oxigenación, con una presencia muy baja en los ríos de aguas oscuras, que tienen pocos nutrientes y baja oxigenación, y en los bosques cerrados de tierra firme (Parolin, 2002).

Prefiere establecerse en los sitios inundados por largos periodos de tiempo y que no están expuestos a altas tasas de sedimentación. A pesar que algunos individuos solitarios pueden ser tapados por el agua por más de 8 meses, su principal distribución ocurre dentro del gradiente de inundación con menos de 7 meses de duración (Parolin *et al.*, 2002).

Las plántulas crecen verticalmente, sin ramificaciones, y puede alcanzar 1 m antes del primer año. La corona es reducida, pero la consecuente disminución del área fotosintética es compensada por el gran tamaño de las hojas (Worbes *et al.*, 1992), con las cuales crea sombra para las plantas que pueden ofrecer alguna competencia (Parolin, 2002).

La alta tolerancia a la sumersión y su alta capacidad de rebrote le permite ser especialmente efectiva en los niveles bajos del gradiente de inundación (Parolin, 2002). Según Williamson *et al.* (1998) y Parolin (2003), la planta presenta una estrategia de establecimiento fugitiva, la cual se caracteriza por un rápido crecimiento, un alto ratio entre la altura y el diámetro del tronco, una baja densidad en la corona y un alto incremento radial en la madera.

1.4.3 *Cecropia membranacea*

▪ *Clasificación taxonómica*

Reino: Plantae

Clase: Magnoliopsida

Orden: Rosales

Familia: Urticaceae

Género: *Cecropia*

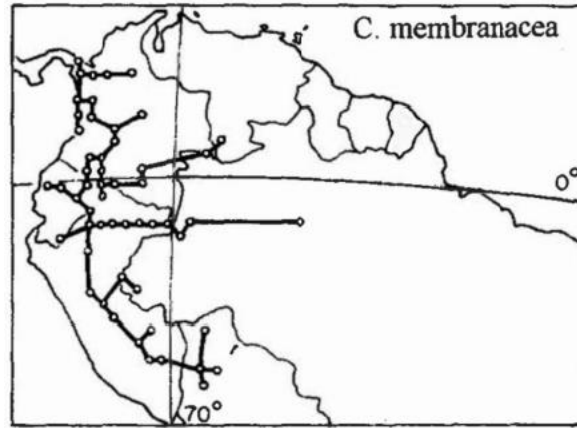
Especie: *Cecropia membranacea*

▪ *Distribución*

Esta especie presenta una distribución en la cuenca amazónica desde Bolivia hasta Venezuela, en la costa pacífica entre Panamá, Colombia y Ecuador, y en los valles bajos de los ríos Magdalena y Cauca en Colombia (Figura 1-5), siendo la única especie ampliamente distribuida entre estas dos cuencas (Rosselli-Franco y Berg, 1997; Berg *et al.*, 2005).

Se encuentra comúnmente en lugares que son periódicamente inundados por los ríos de aguas blancas y también en lugares no inundados, pero generalmente cerca de ríos en elevaciones hasta los 1000 msnm.

Figura 1-5: Distribución geográfica de *C. membranacea*. Las líneas indican el patrón general de distribución de la especie en Suramérica y los puntos lo sitios de colecta. Adoptado de Franco-Rosselli y Berg, 1997.



▪ **Frutos, semillas y dispersión**

Los aquenios de esta especie tienden a ser más alargados y delgados que los de *C. latiloba*. Su consistencia tiende a ser gelatinosa y gomosa, con un color verde-blanquesino (observación personal en campo) (Figura 1-6).

Figura 1-6: Frutos y hojas de *Cecropia membranacea*.



Las semillas de las especies del género *Cecropia* son muy parecidas, al igual que los mecanismos necesarios para que se pueda dar la germinación (Holthuijzen y boerboom, 1982; Vázquez-Yanes y Smith, 1982). Sin embargo, las semillas de *C. latiloba* tienden a ser de mayor tamaño, de forma ovoide y de color café claro u oscuro, entanto que las de *C. membranacea* son de menor tamaño, con una forma más redonda o circular y de color verde (observación personal en campo y laboratorio).

Al igual que *C. latiloba* y los otros miembros de este género, *C. membranacea* se caracteriza por la alta producción de semillas, junto con la posesión de un amplio banco de semillas (Kubitzki y Ziburski, 1994). Hace parte de la dieta frugívora de un gran número de animales como aves, primates y peces (Gottsberger, 1978; Goulding, 1980; Stevenson *et al.*, 2000; Lobova *et al.*, 2003). La flotabilidad de los frutos hace que el agua sea otro medio para su dispersión (hidrocoria).

▪ **Ecología**

C. membranacea se encuentra entre las especies más conspicuas de árboles pioneros en los claros naturales de los boques primarios de la región pacífica y amazónica. También es característica de la vegetación secundaria en lugares alterados, como bancos de ríos expuestos, derrumbes y a lo largo de las carreteras (Franco-Rosselli y Berg, 1997).

Según (Stevenson *et al.*, 1998) esta especie se ubica principalmente en los bosques presentes en las planicies aluviales de origen reciente, dentro de los cuales hace parte de la vegetación riparia y de aquellas partes que se inundan ocasionalmente. Se encuentra generalmente asociada a los ríos de aguas blancas, en los cuales forma grandes rodales (Berg *et al.*, 2005), en los que Stevenson *et al.* (2004) encontraron una densidad de 1786 individuos/hectárea.

Cabe destacar que no es frecuente observar árboles de esta especie en los bosques inalterados de tierra firme, a pesar de que puede crecer en los parches de vegetación secundaria (Stevenson *et al.*, 2004). Cuando ocasionalmente se encuentra en los bosques de tierra firme, presenta un patrón de floración continua, mientras que en las planicies de inundación muestra un patrón anual (Zalamea *et al.*, 2010).

2. Planteamiento del problema

2.1 Justificación

Actualmente la pérdida de los bosques y de las planicies de inundación es uno de los principales problemas que afronta la cuenca del Amazonas. Impactos como el continuo avance de la frontera agrícola y ganadera, la minería y la deforestación han perjudicado en gran medida el hábitat donde las gamitanas desovan y se alimentan durante la temporada de aguas altas en la cuenca del Amazonas (Goulding *et al.*, 1996).

Con el declive de la economía del caucho a principios del siglo XX y el rápido crecimiento poblacional vivido en el Amazonas, la explotación de los recursos pesqueros y madereros quedaron consolidadas como las actividades de reemplazo (Araujo-Lima y Goulding, 1997; Lasso *et al.*, 2011), imponiendo así presiones de extracción elevadas a gran número de especies de importancia comercial como la gamitana. Así, la amplia diversidad íctica que presenta esta cuenca hace que sea una fuente económica y alimenticia muy importante. Se estima que solo en la zona de Leticia, el intercambio comercial de primera compra es de US\$ 7 millones de dólares/año y se presenta un consumo entre 100 – 500 g diarios de pescado por los ribereños (Lasso *et al.*, 2011)

Kubitzki y Ziburski (1994) encontraron que, dentro de las semillas más consumidas por la gamitana, los frutos de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* se presentan en grandes cantidades dentro del tracto digestivo de este pez. La gamitana se encuentra catalogada como una especie casi amenazada en Colombia (Mojica *et al.*, 2012), y no se conocen estimativos poblacionales para la especie, así como tampoco se conocen sus tasas de consumo y comercio en la cuenca del Amazonas (Agudelo *et al.*, 2011). Por su parte, las especies *C. latiloba* y *C. membranacea* son plantas ampliamente distribuidas a lo largo de la cuenca del Amazonas y son colonizadoras primarias. Se ubican en lugares con erosión y sedimentación en las planicies de inundación e inician por lo tanto la

secuencia de sucesión que conlleva a los bosques maduros (Worbes *et al.*, 1992; Parolin, 2002).

El control del desarrollo pesquero en Colombia se limita a la reglamentación de vedas, la regulación de artes de pesca, de tallas mínimas de captura y de áreas de pesca, sin que se tenga en cuenta el papel dispersor de los peces. Además, se carece de convenios internacionales para la protección y utilización sostenible de los recursos ícticos. Conforme a lo anterior, se hace imprescindible conocer el papel de la gamitana como posible dispersor de especies vegetales de importancia para el mantenimiento de la diversidad de los bosques amazónicos, lo cual permitirá evaluar posteriormente la acción de estos peces en la conservación y regeneración de los bosques lluviosos de la región. Por lo tanto, la hipótesis que se planteó fue que el paso de las semillas a través del tracto digestivo de la gamitana mejora las variables de germinación (tiempo y porcentaje) de las simientes de *Cecropia*.

2.2 Preguntas de investigación

1. ¿Cuál es el efecto del paso de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* por el tracto digestivo (ingestión) de la gamitana sobre la germinación de dichas semillas?
2. ¿Qué diferencias hay en el tiempo de germinación de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* que tienen un tránsito digestivo mediado por *Colossoma macropomum*?
3. ¿Cuál es el efecto sobre la viabilidad de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* luego de pasar por el tracto digestivo de *Colossoma macropomum*?

2.3 Objetivos

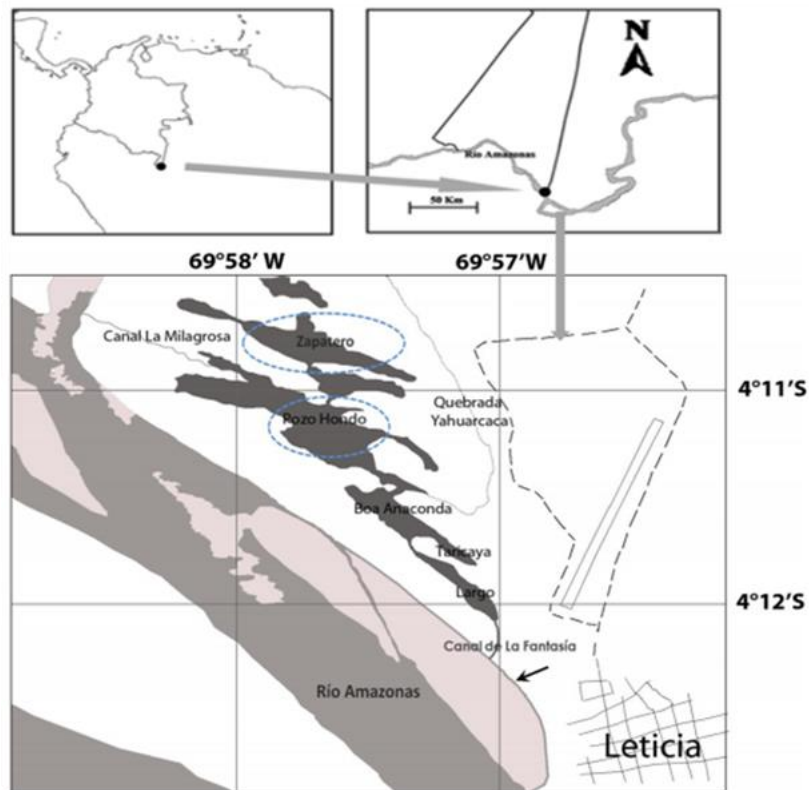
1. Determinar cuál es el efecto sobre el porcentaje de germinación de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea* luego de ser consumidas por *Colossoma macropomum*.
2. Comprobar si se presentan diferencias en el tiempo de germinación de las semillas que han pasado por el tracto digestivo del pez y el de las semillas que no son consumidas.
3. Comprobar si se presentan diferencias en la viabilidad de las semillas que han pasado por el tracto digestivo del pez y la de las semillas que no son consumidas.

3. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

Los lagos de Yahuaraca son un sistema de 17 lagunas interconectadas por canales naturales que se localizan a 2 km del casco urbano de la ciudad de Leticia, Amazonas (S 4°11'16" y W 69°58'16') y una altitud de 82 msnm (Figura 3-1). Según Otero y Botero (1997), se ubican en una llanura aluvial de río andinense de aguas con abundante material en suspensión, aunque también presentan influencia de la quebrada Yahuaraca de aguas negras. Estos lagos se ubican en una zona donde el patrón de lluvias es unimodal – biestacional, con un período de menores lluvias durante julio y agosto, una transición entre septiembre y octubre y una época de lluvias altas de diciembre a abril. Sin embargo, se debe tener en cuenta que las fluctuaciones en los niveles del agua también están influenciadas por el régimen de precipitación que se presenta en la zona andina (Andrade-Sossa *et al.*, 2011). Durante el mes de mayo se presenta el nivel máximo de aguas, alcanzando un volumen aproximado de 7,33 millones de m³, con un mínimo en agosto, aguas bajas, de 0,40 millones de m³ (Bohórquez *et al.*, 2011).

Figura 3-1: Localización del área de estudio. Adoptado de Andramunio-Acero, 2013.



Cerca de la ciudad de Leticia el río Amazonas presenta características de aguas blancas, con un pH de 7,6, altos valores de conductividad ($135 - 220 \mu\text{S cm}^{-1}$) y baja transparencia (17 cm). La quebrada Yahuaracaca tiene aguas de tipo negro con menor pH (6,0 – 6,8), conductividad baja ($20 - 62 \mu\text{S cm}^{-1}$) y transparencia entre 30 y 70 cm (Nuñez-Avellaneda y Duque, 2001). Los suelos son superficiales, con niveles freáticos altos, mal drenados, con texturas franco – arcillosas y franco – limosas, bajos en nutrientes y en algunos casos presentan retención de fósforo (Prieto-Piraquive, 2006).

Según Salcedo-Hernández *et al.* (2012), esta cadena de lagunas puede unirse al río Amazonas de dos maneras: 1. Conexión directa, constante y con doble flujo en el canal Yahuaracaca que se presenta entre el canal de la Fantasía y Lago Largo, por donde se da el intercambio de aguas entre octubre y marzo, y drena hacia el río Amazonas en junio y septiembre. Durante los meses de abril y mayo, cuando las el nivel del agua alcanza su máximo, se desborda dejando de existir la separación de los lagos con el río. 2. Conexión

directa y temporal a través del canal La Milagrosa, en el cual se presenta un flujo único en dirección hacia los lagos sólo durante aguas altas, es decir, de abril a mayo.

Sobre las riberas de los lagos se encuentran las comunidades de indígenas Tikunas de San Antonio, San Pedro de los Lagos, San Juan de los Parentes y San Sebastián de los Lagos. En Los Escobedos la mayoría de habitantes son blancos y mestizos provenientes de Leticia. En las cercanías a los lagos, sobre la carretera Leticia-Tarapacá se ubican las comunidades de San José y Manaida, resguardos indígenas de las comunidades Tikuna-Uitoto (Murillo, 2001).

A Las orillas del río Amazonas y dentro del área de influencia de los lagos se hallan las comunidades de La Playa, La Milagrosa y Arara, con indígenas de las etnias Tikuna, Cocama, Bora, Uitoto y Yaguas, y una presencia minoritaria de blancos y mestizos (Murillo, 2001).

3.2 Métodos de muestreo y obtención de peces y semillas

El diseño experimental se basó en la utilización de peces cultivados y mantenidos en piscinas, la recolección en campo de los frutos de las plantas y el desarrollo de los ensayos de ingestión y posterior germinación de las semillas. A continuación, se describen los métodos de obtención de las gamitanas y del material vegetal.

3.2.1 Gamitanas

Los individuos de gamitana se obtuvieron en la estación de cultivo perteneciente a Samuel Muñoz Pires, en el kilómetro 10 de la vía Leticia – Tarapacá. Fueron introducidos en bolsas plásticas con una capacidad de 10 L y transportados hasta la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía. Los animales no permanecieron más de 40 minutos dentro de las bolsas plásticas y no se presentó ningún evento de mortalidad durante este proceso (Figura 3-2).

Figura 3-2: Izquierda: obtención de los individuos de *Colossoma macropomum*; derecha superior: introducción en bolsas de plástico; derecha inferior: transporte de los individuos.



3.2.2 Semillas de *C. latiloba* y *C. membranacea*

Los frutos de ambas especies se recolectaron manualmente dentro del sistema lagunar de Yahuaraca (Figura 3-3). Cada uno de los árboles de los cuales se tomaron los frutos fue debidamente georreferenciado con un GPS marca Garmin 62sc (Garmin, USA). La identificación de las especies vegetales se realizó por especialistas del Instituto Amazónico de investigaciones científicas (SINCHI).

Los frutos fueron transportados en bolsas plásticas hasta el laboratorio de semillas y recursos naturales de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía. El mismo día de colecta las semillas fueron retiradas de los frutos y colocadas en cajas de Petri para dar inicio a los experimentos. Los frutos que fueron ofrecidos a los peces se mantuvieron al aire libre dentro del laboratorio.

Figura 3-3: Obtención manual de los frutos.



3.3 Experimentos de ingestión y germinación

Las gamitanas obtenidas del cultivo fueron encerradas en piscinas con el fin de alimentarlas con los frutos que fueron colectados en los lagos de Yahuaracaca. La utilización de las piscinas para los experimentos de ingestión facilitó la recolección de las semillas defecadas por los peces.

Para los ensayos de ingestión se emplearon dos piscinas, cada una con capacidad 4000 L (INTEX, China). Se llenaron con agua del grifo del laboratorio de Limnología de la Universidad Nacional de Colombia, sede Amazonía. El agua se dejó reposar por dos días previo al inicio de los experimentos. En cada una de las piscinas se introdujeron 10 individuos de gamitana. Las piscinas tuvieron un sistema de calefacción constituido por 4 calefactores (SOBO H300 300 W, China), circulación continua del agua por medio de 2

bombas con una capacidad de 1000 L/h (RESUN sp-1800, China), oxigenación continua por medio de un aireador con capacidad de 280 L/min (ACTIVEAQUA AAPA70L, China) y dos filtros con capacidad de 360 L/h (AQUEON 06090, China). Cada dos días se midió el pH del agua con bandas indicadoras (Merck McolorpHast, USA) y la temperatura se monitoreó periódicamente a las 9 am y 7 pm todos los días con dos termómetros (LongQi LQ-08, China). Las medidas se realizaron en el fondo de la piscina y en la superficie. Ambas piscinas se cubrieron con mallas de polisombra para prevenir ataques de depredadores e intervenciones humanas (Figura 3-4).

Figura 3-4: Montaje de las piscinas experimentales.



El agua de las piscinas se reemplazó en su totalidad previo a desarrollar las réplicas de los experimentos. Para ello, cada 4 días, luego de que los peces fueran colocados en las piscinas, se renovaron 500 L de agua para mantener una óptima calidad. En cada réplica se utilizó la misma fuente (agua del grifo) y el mismo procedimiento de reposo y mantenimiento de las condiciones de temperatura, oxigenación, circulación y filtración.

Los individuos se mantuvieron sin alimento por 4 días para asegurar una completa evacuación del tracto digestivo y para promover la necesidad de alimentación en los individuos. A partir del quinto día fueron alimentados diariamente con abundantes

cantidades de los frutos de *C. latiloba* y *C. membranacea*, en experimentos separados para cada especie de *Cecropia*, es decir, en cada una de las piscinas los peces fueron alimentados con una sola especie vegetal.

Diariamente la piscina se limpió cuidadosamente con una red de 2 mm de ojo de malla para retirar las semillas defecadas por las gamitanas (reconocibles por la ausencia de exocarpo y porque se sedimentaron); los frutos sobrantes se recolectaron y se reemplazaron por frutos nuevos y frescos.

Al cabo de 8 días continuos de alimentación, las gamitanas se retiraron de la piscina y se sacrificaron por medio de shock térmico, introduciéndolas en una nevera a 4 °C. A cada individuo se le determinó el peso total (W) y se le midió la longitud estándar (LE), la longitud total (LT), el ancho de la boca (AB), la apertura máxima (AM) y la longitud del premaxilar (LP). AB se midió entre las esquinas izquierda y derecha de la boca y AM correspondió a la distancia entre la maxila y la mandíbula. Ambas dimensiones se tomaron con la boca totalmente abierta (Shcarf *et al.*, 2000). Las medidas se tomaron con el fin de establecer la posible relación entre el tamaño de los peces y el efecto sobre el cambio en la germinación de las semillas y, para observar si las semillas pueden ser consumidas sin presentar daños físicos en su estructura al pasar por la boca de los peces. Se retiró el tracto digestivo de cada ejemplar por medio de una incisión en la parte lateral baja, llevada a cabo con cautela para evitar su daño. Se revisó el contenido estomacal e intestinal bajo el estereomicroscopio para observar posibles daños (fisuras, huecos o cambios en la estructura de la testa) en las semillas.

El diseño experimental (Tabla 3-1) consistió en someter las semillas a cuatro tratamientos: 1) Semillas con un tránsito digestivo completo, las cuales se encontraron sin exocarpo en el fondo de la piscina y se diferenciaron de las sobrantes debido a la flotabilidad de estas últimas; este tratamiento ofreció una escarificación mecánica y química completa de las semillas al pasar por la totalidad del tracto digestivo. 2) Semillas dentro del tracto digestivo, extraídas mediante disección el mismo día en que se recogieron las semillas defecadas; este tratamiento ofrece una escarificación mecánica y química de menor duración y permite observar posibles diferencias en la germinación con las semillas que tuvieron un tránsito completo. 3) Lavado mecánico de las semillas (control): la pulpa se removió por medio de

un lavado manual para escarificar las semillas. 4) Semillas con pulpa (control): se mantuvo intacta la pulpa.

Cada tratamiento contó con 3 réplicas. Los tratamientos 1 y 2 fueron los únicos en los que se utilizaron gamitanas. Cada réplica fue constituida por 10 peces, dando un total de 30 gamitanas por tratamiento. El número de semillas empleado en cada una de las réplicas de cada uno de los tratamientos varió debido de la dificultad de obtener siempre el mismo número, sin embargo, se procuró que este fuera superior a 500 semillas.

Tabla 3-1: Diseño experimental para el desarrollo del trabajo de laboratorio. Cada tratamiento tuvo tres réplicas; en los tratamientos con peces, cada réplica utilizó 10 animales

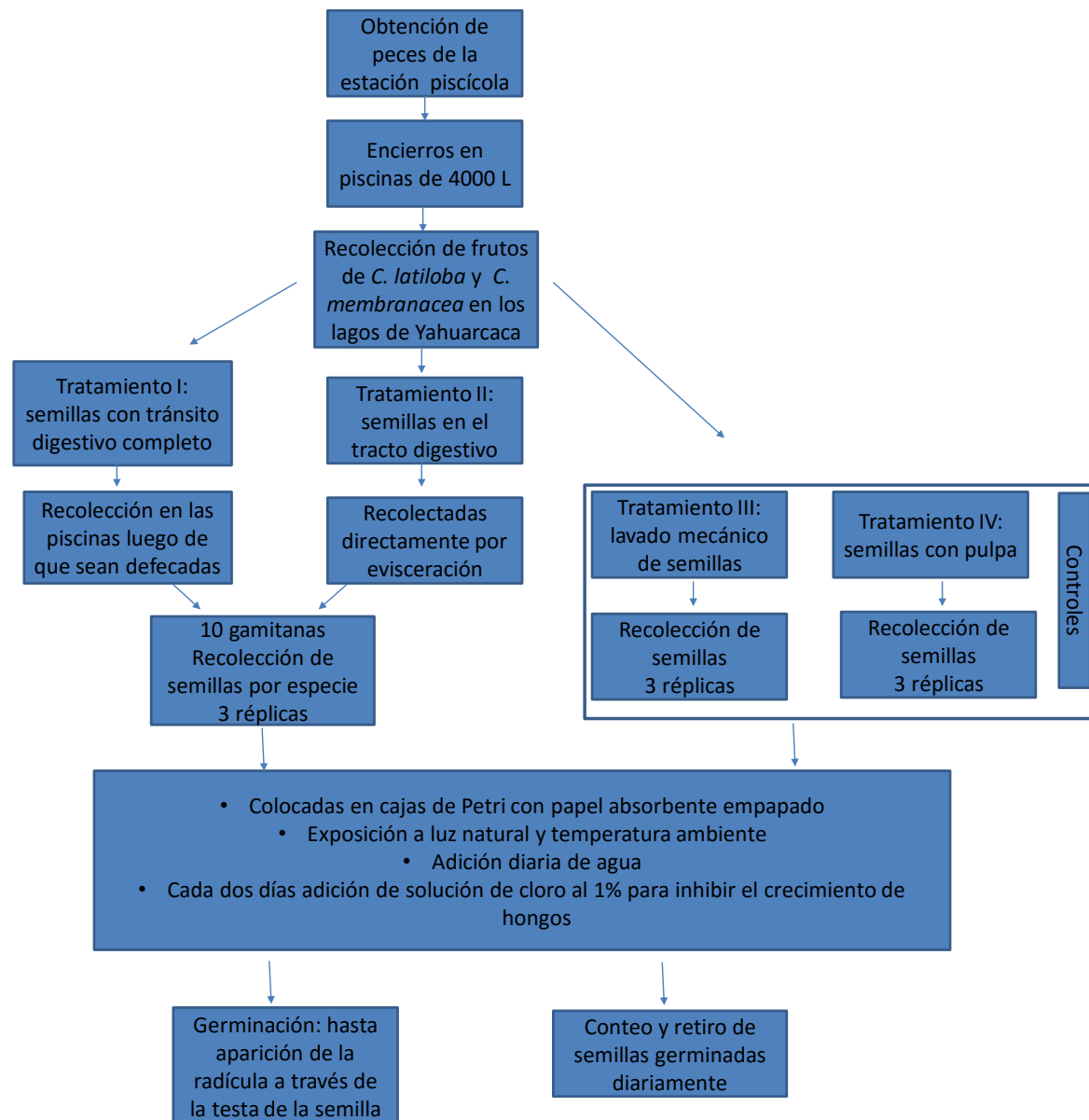
Tratamiento con peces					
Semillas con tránsito digestivo completo	Semillas dentro del tracto digestivo	Tratamiento con remoción de pulpa		Tratamiento sin remoción de pulpa	
<i>C. latiloba</i>	<i>C. membranacea</i>	<i>C. latiloba</i>	<i>C. membranacea</i>	<i>C. latiloba</i>	<i>C. membranacea</i>
3 réplicas; en cada réplica 10 peces alimentados con frutos de la planta; y recolección de las semillas	3 réplicas; en cada réplica 10 peces alimentados con frutos de la planta; y recolección de las semillas	3 réplicas; lavado mecánico de las semillas tomadas directamente de las frutas	3 réplicas; lavado mecánico de las semillas tomadas directamente de las frutas	3 réplicas; semillas tomadas directamente de las frutas	3 réplicas; semillas tomadas directamente de las frutas

Las semillas obtenidas después de los diferentes tratamientos se midieron con un calibrador para observar si es posible su consumo con una baja probabilidad de presentar daños físicos en su estructura al ser consumidas por los peces. Las semillas se colocaron en cajas de Petri conteniendo un papel absorbente empapado con agua. Se expusieron a luz solar y se mantuvieron al aire libre en el laboratorio de semillas y recursos naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonía. Cada dos días se les agregó una

solución comercial de cloro al 1% para inhibir el crecimiento de hongos. Las semillas provenientes de todos los tratamientos tuvieron el mismo proceso de control de hongos. Diariamente cada caja se revisó para detectar las semillas germinadas, las cuales se contabilizaron y se retiraron. Se consideró que la germinación ocurrió tan pronto la radícula atravesó la testa. Luego de 4 días sin que ninguna semilla germinara se procedió a retirar aquellas sobrantes, de manera similar a como fue hecho por Naranjo *et al.* (2003), y se dio por terminado el tratamiento.

La Figura 3-5 resume todo el procedimiento experimental e incluye los ensayos de ingestión en las piscinas y de germinación en las cajas de Petri.

Figura 3-5: Procedimiento experimental para los ensayos de ingestión y germinación de las semillas de *Cecropia*.



3.4 Viabilidad de las semillas germinadas

Se seleccionaron cinco semillas germinadas de cada uno de los tratamientos para ser sembradas en vasos plásticos que contenían tierra obtenida de la chagra existente en la sede de la Universidad Nacional de Colombia en la sede Leticia. Las semillas provenientes

de cada tratamiento se sembraron y los recipientes se regaron con agua cada tres días. Las plántulas que brotaron se midieron cada cinco días durante dos meses con un calibrador vernier de 0,02 mm de precisión (Maxwell, USA). El vigor de las semillas fue considerado como la viabilidad y establecimiento de las semillas. Estas dos características se consideraron positivas cuando las semillas fueron capaces de establecerse y dar lugar a plántulas que continuaron su crecimiento luego de ser sembradas en los vasos plásticos.

3.5 Análisis de los datos de germinación

Para cada uno de los tratamientos se midieron los siguientes parámetros: 1. Capacidad de germinación, hace referencia al porcentaje de semillas capaces de germinar en determinado tratamiento e indica también el éxito de germinación en un tratamiento particular. 2. Tiempo mínimo de imbibición, que es el menor tiempo requerido por las semillas para comenzar a germinar una vez han absorbido la cantidad necesaria de agua. 3. Tiempo necesario para alcanzar el 50% de la capacidad de germinación, que indica el tiempo necesario para la germinación de la mitad de las semillas que germinaron al final del experimento (Naranjo *et al.*, 2003). 4. Velocidad de emergencia. 5. Tiempo medio de germinación. Estas dos últimas variables se calcularon con las ecuaciones indicadas por Ruiz y Terenti (2012), como se muestra a continuación.

El índice de velocidad de emergencia en días (ERI) (Shmueli y Goldberg, 1971 en Ruíz y Terenti, 2012) se expresa mediante la siguiente ecuación:

$$ERI = \sum_{n=n_0}^{n=c-1} Xn (c - n) / N$$

Ecuación 1. Fórmula para calcular el índice de velocidad de emergencia.

Donde:

Xn= número de semillas germinadas contadas el día n,

c: número de días desde la siembra hasta que terminó la emergencia,

n: día en el cual se realizó el conteo, expresado en días después de la siembra,

n₀: día que comienza la emergencia, expresada como número de días después de la siembra,

N: número total de semillas

El tiempo medio de germinación en días (MTG) (Bewley y Black, 1986 en Ruíz y Terenti, 2012) se calculó con la siguiente fórmula:

$$MTG = \frac{\sum D * n}{\sum nt}$$

Ecuación 2. Fórmula para calcular el tiempo medio de germinación en días.

Donde:

D: es el número de días registrados desde el comienzo de la germinación,

n: es el número de semillas germinadas en el día D,

nt: número total de semillas sembradas

3.6 Análisis de los resultados de los tratamientos experimentales

Se elaboraron histogramas y gráficas de dispersión (cajas y bigotes) para los datos de porcentaje obtenidos en las tres réplicas por cada uno de los tratamientos para ambas especies vegetales. Las medidas tomadas para los ejemplares de gamitana, el pH, la capacidad de germinación, el tiempo mínimo de imbibición y el tiempo mínimo para alcanzar el 50% de germinación se analizaron por medio de estadística descriptiva, incluyendo promedios y desviaciones estándar.

La normalidad de los datos del porcentaje de germinación, ERI y MTG se determinó utilizando la prueba de Shapiro – Wilk. Se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA) y análisis de promedios *t* de Student para evaluar la significancia de las diferencias en la germinación, ERI y MTG para cada uno de los tratamientos. Las diferencias entre la temperatura de la superficie y el fondo de cada una de las piscinas fueron analizadas con una prueba *t* de Student para dos muestras. Las diferencias entre los tamaños alcanzados por las plántulas en la prueba de viabilidad se evaluaron con una prueba no paramétrica de Kruskal – Wallis. Los valores del porcentaje de germinación se transformaron previamente mediante la función arcoseno, la cual se utiliza para normalizar los datos de porcentaje (van Endem, 2008). La comparación de las medias de los

tratamientos causantes de diferencias se exploró con una prueba de Tukey para los parámetros de porcentaje de germinación, ERI y MTG, mientras que en la viabilidad se evaluó por medio de una prueba de Mann-Whitney. Los análisis fueron realizados con el software Rstudio versión 3.1 (R Development Core Team, 2015).

4.Resultados

4.1 Variables físicas y químicas de las piscinas

La temperatura promedio en las piscinas fue de 23 °C, con una desviación estándar próxima a los 2,8 °C. La prueba de *t* de student no mostró diferencias significativas entre la temperatura de la superficie y la del fondo para ninguna de las dos piscinas ($t_{pis1}=0,0674$ y $t_{pis2}=0,0838$). Las medidas de pH fueron constantes, alrededor de 7,0 y nunca alcanzaron valores ácidos o básicos extremos (Tabla 4-1).

Tabla 4-1: Medias y desviaciones estándar (entre paréntesis) de las variables físico-químicas del agua de las piscinas.

	Temperatura		pH
	Superficial	Fondo	
Piscina 1	23,80 (2,58)	23, 16 (2,78)	7, 0 (0,25)
Piscina 2	23,97 (3,16)	22,93 (2,88)	7,0 (0,25)

4.2 Tamaños de los individuos de *Colossoma macropomum*, Gamitana

Los ejemplares utilizados durante los experimentos presentaron tallas por debajo de la talla de la primera madurez sexual, la cual está entre 42 y 58 cm (Maldonado, 2004). La madurez sexual de estos individuos correspondió a una fase juvenil. De los ejemplares que fueron alimentados con semillas de *C. latiloba*, el de mayor tamaño tuvo 38 cm y el menor 29 cm al momento de la medición, mientras que para *C. membranacea* los peces tuvieron medidas morfométricas mayores, con un rango entre 35 y 43 cm de longitud estándar (Tabla 4-2). La teoría y otros estudios afirman que entre más grande el pez es mejor el tratamiento que reciben las semillas. Sin embargo, al no poder mantener separados los

peces durante los experimentos fue imposible hacer una comparación entre los tamaños y sus efectos sobre las semillas.

Tabla 4-2: Medias y desviaciones estándar de las medidas tomadas a los ejemplares de gamitana para cada una de las especies vegetales. Se presentan los valores máximos y mínimos en la medición de la longitud estándar. LE= Longitud estándar, LT=longitud total, AB= Ancho boca, AM= Apertura máxima, LP= Longitud premaxilar, LI= Longitud intestino, W= Peso.

	Rango LE	Longitud (cm)			AB	Longitud (mm)		W (Kg)
		LE	LT	LI		AM	LP	
<i>C. latiloba</i>	29 - 38	32,9 (2,41)	37,73 (2,72)	68,26 (4,68)	34,71 (2,92)	30,87 (2,38)	19,91 (2,47)	2,48 (0,32)
<i>C. membranacea</i>	35 - 43	34,83 (3,39)	51,93 (3,76)	78,30 (11,34)	35,20 (3,80)	33,56 (3,17)	20,65 (4,47)	2,67 (0,46)

4.3 Tamaños de las semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea*

Las semillas que se midieron para ambas especies vegetales se tomaron de todos los tratamientos. Las mayores longitudes no sobrepasan los 4,0 mm y el ancho mayor registrado no supera los 2,5 mm (Tabla 4-3).

Tabla 4-3: Medias y desviación estándar de longitud y ancho de las semillas de *C. latiloba* y *C. membranacea*.

	Longitud (mm)	Ancho (mm)
<i>C. latiloba</i>	3,25 (0,388)	1,89 (0,268)
<i>C. membranacea</i>	2,87 (0,213)	2,01 (0,234)

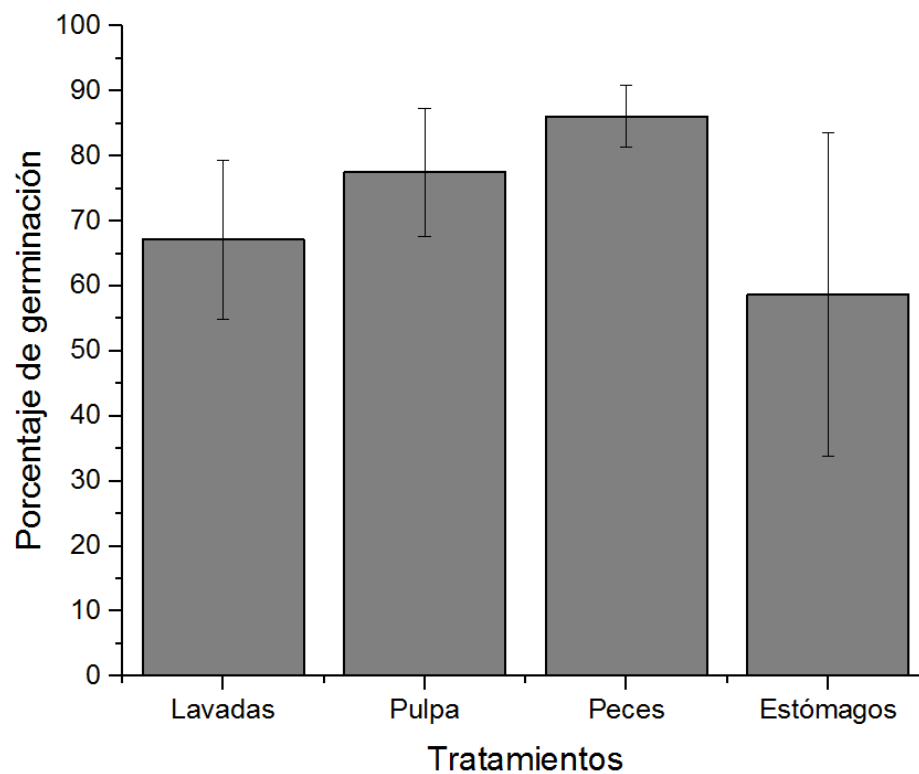
4.4 Germinación

4.4.1 *Cecropia latiloba*

Según el análisis de varianza realizado los porcentajes de germinación para *C. latiloba* variaron de acuerdo a los tratamientos, sin embargo, no se presentaron diferencias significativas (DF=3, $P_{ANOVA}=0,0916$). Los valores más altos de germinación se presentaron

en las semillas que tuvieron un tránsito digestivo completo y en aquellas que se dejaron con la pulpa, siendo además los que menos variaciones presentaron (Figura 4-1). Las semillas sometidas al tratamiento de lavado mecánico tuvieron valores medios en el porcentaje de germinación y aquellas que fueron retiradas del estómago mostraron una gran reducción en la germinación en la tercera réplica.

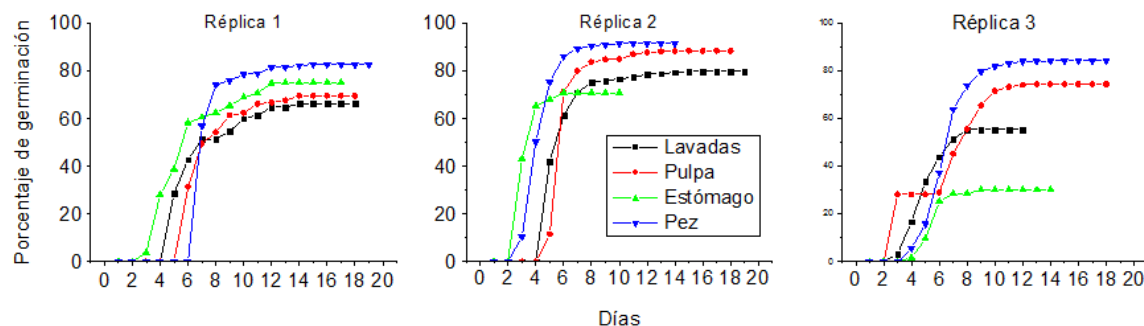
Figura 4-1: Porcentajes de germinación de las semillas de *C. latiloba* en los cuatro tratamientos y en todas las réplicas. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.



Los porcentajes de germinación acumulados para cada uno de los tratamientos y cada réplica de las dos especies vegetales fueron más altos para las semillas de *Cecropia latiloba* con tránsito digestivo completo (Figura 4-2). En el caso del tratamiento donde las semillas se extrajeron de los estómagos se notó una disminución continua en las réplicas 2 y 3. Para la primera réplica los porcentajes acumulados fueron más altos que los de los tratamientos donde las semillas se lavaron y los de aquellos donde se dejó la pulpa. Sin

embargo, este valor disminuyó en las otras réplicas, quedando por debajo de los otros tratamientos mencionados (Figura 4-2).

Figura 4-2: Porcentajes acumulados de germinación para todas las réplicas de los tratamientos de germinación de las semillas de *C. latiloba*. Lavadas: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Est6magos: semillas tomadas directamente de los est6magos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo.



Los tratamientos control, pulpa y lavadas presentaron porcentajes de germinación similares para las dos primeras réplicas. Sin embargo, este mismo parámetro disminuyó en la tercera réplica en el tratamiento de semillas lavadas. Cabe anotar que para estos dos tratamientos los valores siempre fueron mayores cuando se dejó la pulpa intacta (Figura 4-2).

La gráfica de cajas y bigotes (Figura 4-3) mostró una aparente diferencia significativa en el porcentaje de germinación de las semillas que pasaron por el tracto digestivo de los peces (Pez en la Figura 4-3), con respecto a las semillas a las que se les removi6 la pulpa (Lav en la Figura 4-3) y a las semillas extraídas de los est6magos (Est en la Figura 4-3). Sin embargo, el ANOVA y la prueba t no arrojaron los mismos resultados de diferencias ($P_{anova}=0,0916$, $t_{pez-lav}=0,44$, $t_{pez-est}=0,13$). Esto también se puede observar en la prueba de Tukey (Figura 4-4), que mostró que las medias de todos los tratamientos fueron cercanas y no difirieron significativamente. No obstante, el valor p del ANOVA fue menor a 0,1 y esto corresponde a un resultado marginalmente significativo que puede considerarse válido en análisis experimentales exploratorios.

Figura 4-3: Porcentaje de germinación de los cuatro tratamientos en *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

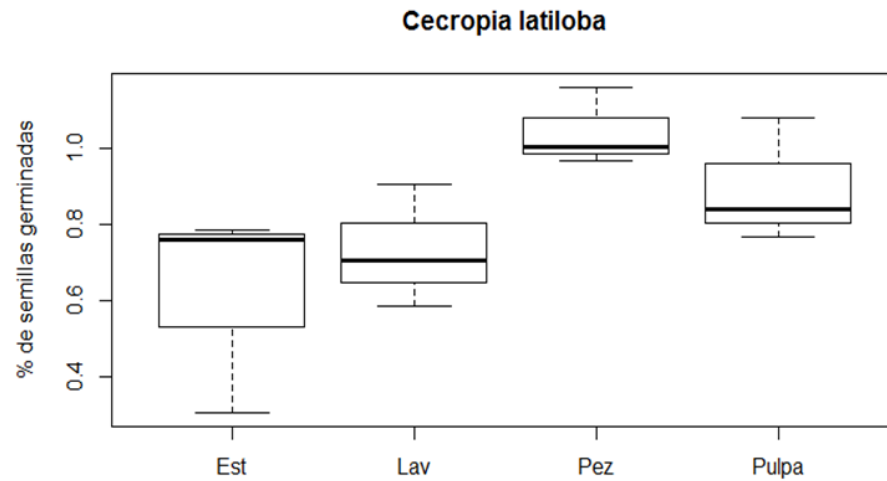


Figura 4-4: Prueba de Tukey para el porcentaje de germinación en los tratamientos llevados a cabo con las semillas de *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.



El tratamiento recibido por las semillas que atravesaron todo el tracto digestivo de *C. macropomum* resultó en un incremento en la capacidad de germinación (86,12%), aunque el tiempo mínimo de imbibición (T_{mi}) y el tiempo en el cual el 50% de las semillas germinaron fueron similares a los de los otros tratamientos (Tabla 4-4). Estas semillas con transito completo presentaron también una disminución en el tiempo mínimo de germinación (Figura 4-2).

Tabla 4-4: Análisis de los parámetros de germinación de las semillas de *C. latiloba* consumidas por *C. macropomum*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Capacidad de germinación (GC), tiempo mínimo de imbibición (T_{mi}), tiempo en el cual el 50% de las semillas germinadas germinaron (T_{50}), índice de velocidad de emergencia (ERI) y tiempo medio de germinación (MTG). Entre paréntesis se presentan las desviaciones estándar.

	Parámetro	Lavadas	Pulpa	Peces	Estómago
<i>C. latiloba</i>	GC - %	67.14 (12.22)	77.45 (9.78)	86.12 (4.71)	58.71 (24.82)
	T_{mi} - días	4	4	4	3
	T_{50} - días	5	6	6	4
	ERI	4.48 (2.84)	5.46 (1.17)	5.7 (0.66)	2.67 (2.33)
	MTG - días	2.48 (1.3)	2.44 (1.86)	3.96 (1.6)	2.58 (1.66)

El tratamiento de las semillas extraídas del tracto digestivo presentó los valores más bajos en la capacidad de germinación de *C. latiloba* (58,71%), el tiempo más bajo de imbibición y el menor tiempo requerido para que el 50% de las semillas germinen. El tratamiento control (semillas intactas) y el tratamiento en el que se retiró la pulpa mostraron valores medios en estos tres parámetros y semejantes entre ellos (Tabla 4-4).

El ERI no se diferenció significativamente en ninguno de los tratamientos con las semillas de *C. latiloba* (Figura 4-5), resultado confirmado por la prueba de Tukey (Figura 4-6) y el ANOVA (DF=3, $p=0,292$). Sin embargo, las semillas que transitaban a través del tracto digestivo de los peces mostraron una media superior a la de los tratamientos de las semillas no consumidas.

Figura 4-5: Índice de velocidad de emergencia (ERI) para *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

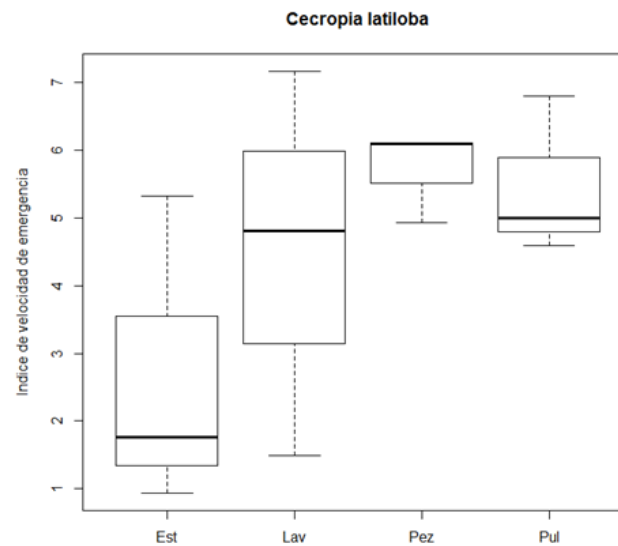


Figura 4-6: Prueba de Tukey para el índice de velocidad de emergencia (ERI) para *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

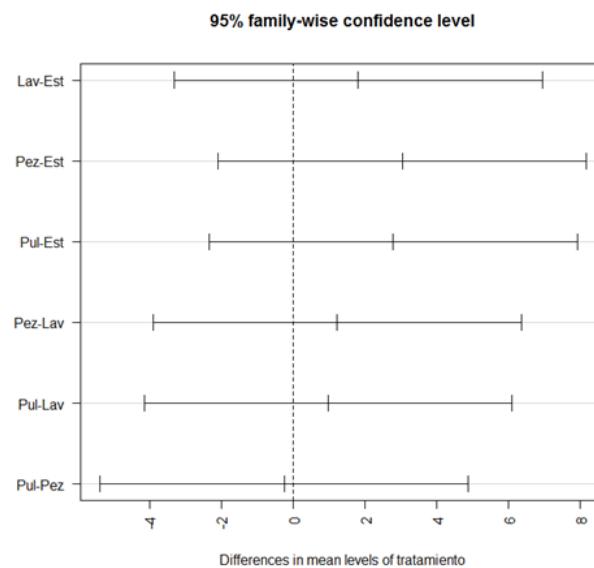


Figura 4-7: Tiempo medio de germinación (MTG) en *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

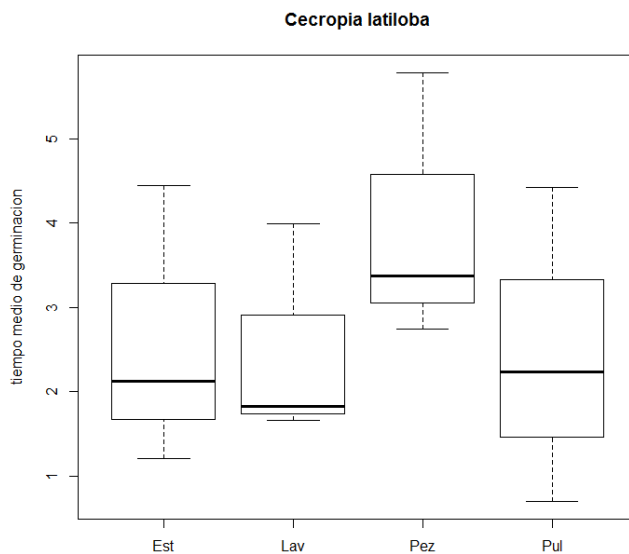
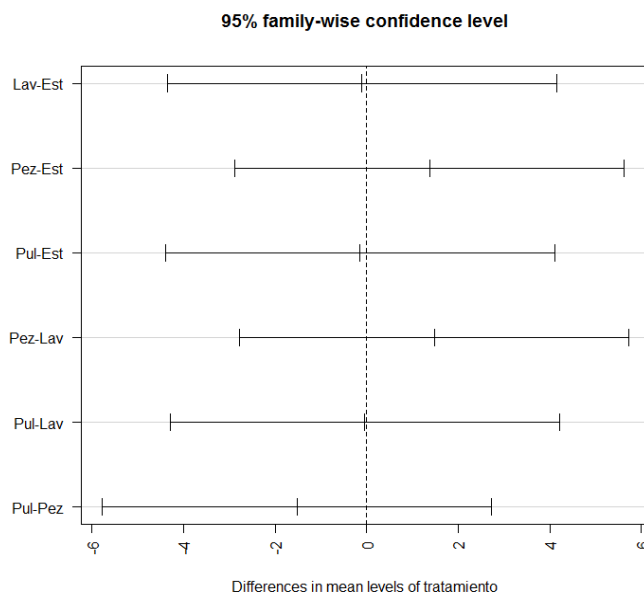


Figura 4-8: Prueba de Tukey para el tiempo medio de germinación de *C. latiloba*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos, Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente, Pez: semillas con un tránsito digestivo completo, Pulpa: semillas con la pulpa intacta.



El MTG para las semillas de *C. latiloba* tampoco tuvo diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 4-7 y Figura 4-8), resultado confirmado por la prueba ANOVA (DF=3 y $p=0,63$). No obstante, es de resaltar que las semillas que fueron defecadas por las gamitanas presentaron los valores más altos de este parámetro (Tabla 4-4).

4.4.2 *Cecropia membranacea*

Los porcentajes de germinación para las semillas de *C. membranacea* recolectadas luego de pasar por el tracto digestivo de los peces presentaron los valores más altos, superando a los otros tres tratamientos. El tratamiento con remoción de la pulpa (lavado mecánico) presentó valores de germinación más altos que el tratamiento en el cual se dejaron las semillas con la pulpa. Las semillas que fueron extraídas directamente de los estómagos tuvieron porcentajes de germinación bajos (50%), comparados con los tratamientos de tránsito completo por el intestino de los de peces (78%) y de lavado mecánico (60%), pero fueron similares a los del tratamiento de las semillas con pulpa (48%) (Figura 4-9).

La mejoría en el porcentaje de germinación acumulado de las semillas de *C. membranacea* que transitaron todo el sistema digestivo de los peces se puede observar en la Figura 4-10. A pesar de que los resultados de la tercera réplica de este tratamiento presentaron una disminución en comparación a las otras dos réplicas, estas semillas mostraron un incremento claro en la germinación.

En cuanto a las semillas que no fueron consumidas por los peces, las del tratamiento de lavado mecánico (eliminación de la pulpa) tuvieron un incremento en el porcentaje acumulado de germinación (60%), comparadas con las semillas que se dejaron con la pulpa intacta (48%). Estos dos tratamientos, junto con el de semillas sacadas de los estómagos, presentaron una variación mínima en todas las réplicas (Figura 4-10).

Figura 4-9: Porcentajes de germinación de *C. membranacea* para cada uno de los tratamientos y réplicas. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.

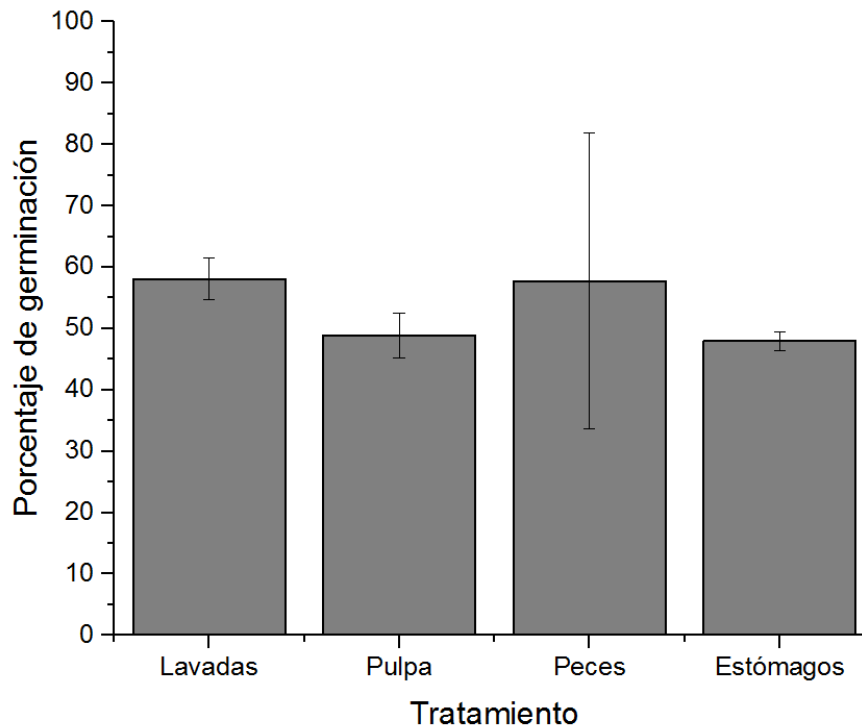
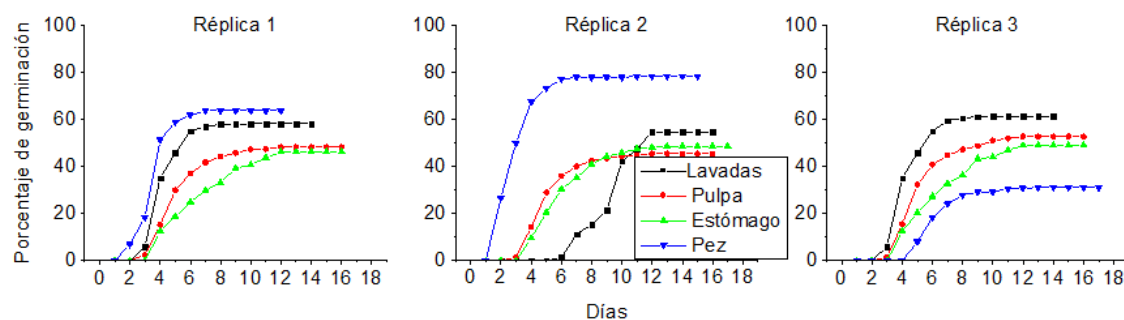


Figura 4-10: Porcentajes acumulados de germinación para todas las réplicas de los tratamientos de germinación de las semillas de *C. membranacea*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo.



La gráfica de dispersión (Figura 4-11) sugiere la existencia de aparentes diferencias significativas entre los porcentajes de germinación del tratamiento de semillas lavadas y los porcentajes de los tratamientos de las semillas con pulpa y de las semillas obtenidas de los estómagos. Sin embargo, las pruebas de Tukey (Figura 4-12), el ANOVA (DF=3, $F=0,655$, $p=0,602$) y la prueba t ($t_{lav-pul}=1$ y $t_{lav-est}=1$) mostraron que no hubo diferencias estadísticamente significativas entre ellos. A pesar de que las semillas excretadas por los peces presentaron los porcentajes de germinación más elevados (Figura 4-9 y Figura 4-10), no mostraron diferencias significativas con los otros tratamientos ($P_{ANOVA}=0,602$, $t_{pez-lav}=0,44$, $t_{pez-pul}=1$ y $t_{pez-est}=0,13$).

Figura 4-11: Porcentaje de semillas germinadas para los tratamientos de *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

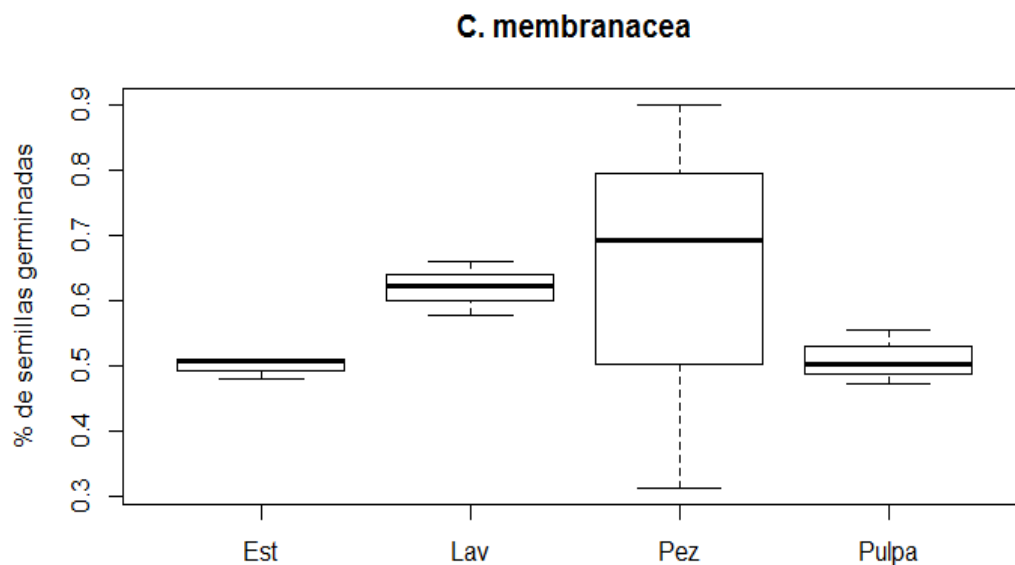


Figura 4-12: Prueba de Tukey llevado a cabo para los tratamientos de las semillas de *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

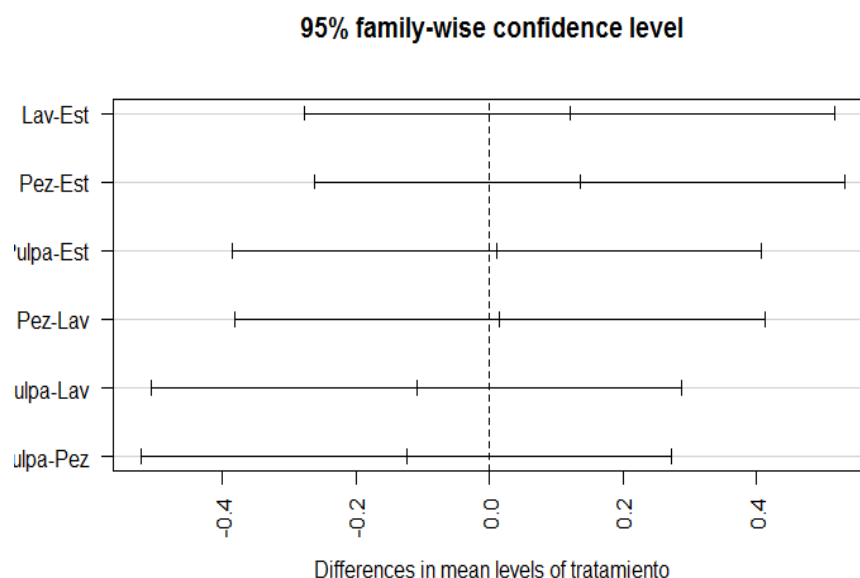


Tabla 4-5: Análisis de los parámetros de germinación de las semillas de *C. membranacea* consumidas por *C. Macropomum*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Capacidad de germinación (GC), tiempo mínimo de imbibición (T_{mi}), tiempo en el cual el 50% de las semillas germinadas germinaron (T_{50}), índice de velocidad de emergencia (ERI) y tiempo medio de germinación (MTG). Entre paréntesis se presenta la desviación estándar.

	Parámetro	Lavadas	Pulpa	Peces	Estómago
<i>C. membranacea</i>	GC - %	58.05 (3.36)	48.83 (3.66)	57.74 (24.15)	47.92 (1.46)
	T_{mi} - días	4	3	3	4
	T_{50} - días	6	5	4	6
	ERI	2.58 (1.03)	3.13 (0.18)	3.33 (2.35)	2.91 (0.29)
	MTG - días	2.28 (0.85)	1.46 (0.11)	1.46 (0.16)	3.14 (2.08)

El tiempo (en días) para que se inicie la germinación fue similar en los cuatro tratamientos, con diferencias mínimas entre ellos. Sin embargo, los tratamientos de semillas evacuadas

por peces y semillas con pulpa tuvieron un aumento en la velocidad de germinación de las semillas (Figura 4-10, Tabla 4-5).

La media de la capacidad de germinación para los tratamientos de semillas expelidas por los peces y de semillas lavadas no presentaron diferencias entre ellas ($P_{ANOVA}=0,602$ y $t_{pez-lav}=0,44$). Empero, la desviación estándar para el tratamiento de semillas evacuadas por los peces fue mucho mayor que para el tratamiento de semillas lavadas. Las medias de este parámetro de germinación para los tratamientos de semillas con y sin pulpa tampoco presentaron diferencias entre ellas y su desviación estándar fue muy parecida (Tabla 4-5).

Se pudo observar que el tiempo mínimo de imbibición fue menor para los tratamientos de semillas consumidas por los peces y de semillas con pulpa, comparado con los tiempos de los tratamientos de semillas lavadas y semillas sacadas de los estómagos, las cuales tardan un día más en obtener la cantidad necesaria de agua para germinar. El tratamiento de semillas evacuadas en las heces de los peces precisa de cuatro días para alcanzar la mitad de las semillas que germinaron en el total del experimento (t_{50}), seguido de las semillas con pulpa con cinco días y las semillas lavadas y las sacadas de los estómagos con seis días (Tabla 4-5).

El ERI de las semillas de *C. membranacea* (Figura 4-13) no presentó diferencias significativas entre los tratamientos. Sin embargo, el ERI de las semillas recogidas de las heces de los peces tuvo la mayor variación y la media más baja (fueron más lentas en germinar), mientras que los valores medios entre los otros tres tratamientos fueron similares. El análisis de varianza ($DF=3$, $F=0.182$, $P=0.906$) y la prueba de Tukey confirman la falta de diferencias significativas entre estos tratamientos (Figura 4-14).

Figura 4-13: Índice de velocidad de emergencia para *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

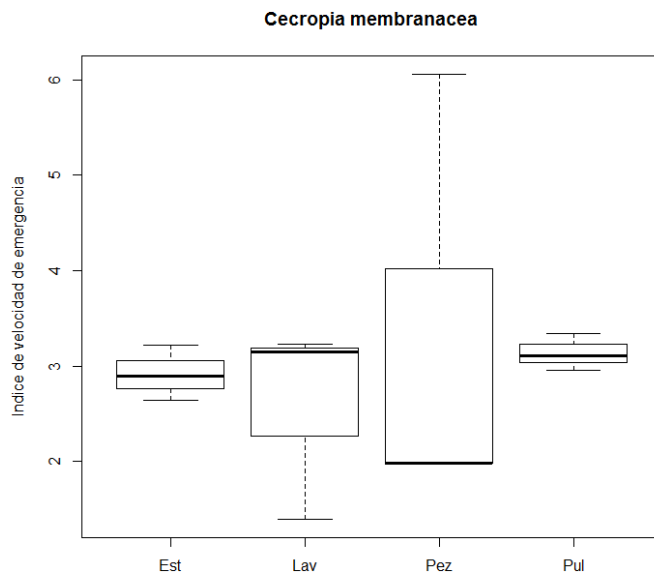
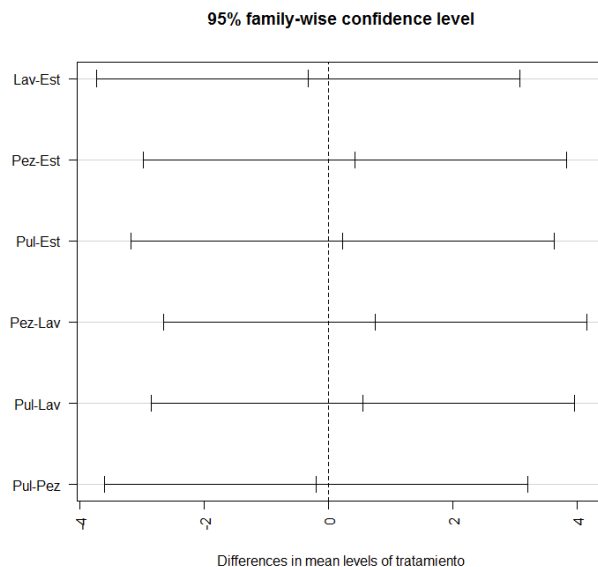


Figura 4-14: Prueba de Tukey para el índice de velocidad de emergencia de *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.



El MTG dio como resultado que las semillas con pulpa y las semillas movilizadas por todo el tracto digestivo de las gamitanas fueron las que más se demoraron en germinar (Figura 4-15 y Tabla 4-5). A pesar de las aparentes diferencias entre los tratamientos (Figura 4-16), el análisis de varianza ($DF=3$, $F=1.526$, $p=0.281$) y la prueba Tukey para este parámetro confirmaron la falta de diferencias significativas entre todos los ensayos.

Figura 4-15: Tiempo medio de germinación de *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

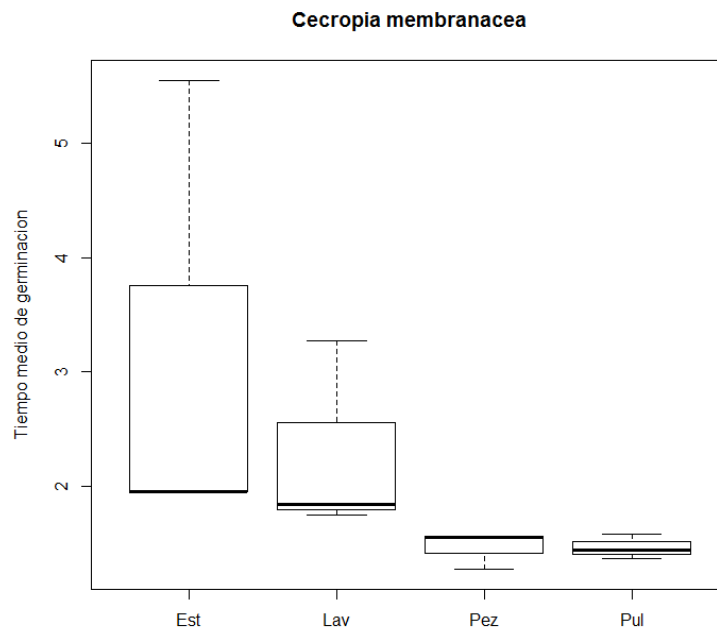
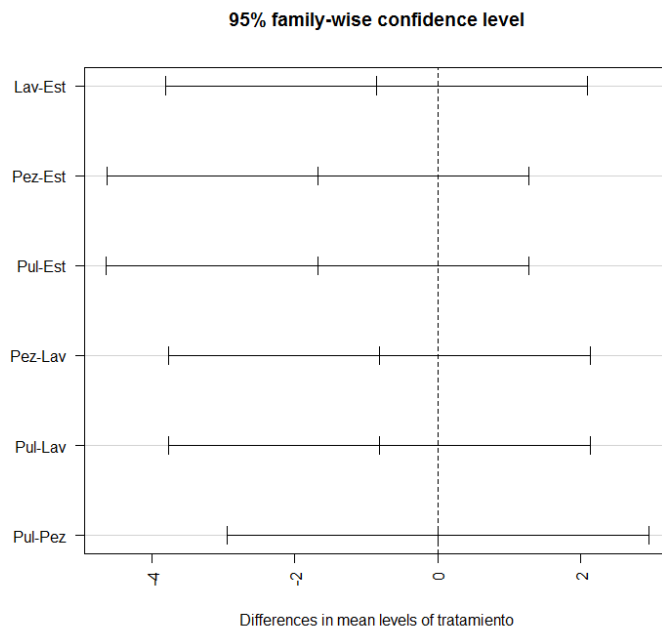


Figura 4-16: Prueba de Tukey para el tiempo medio de germinación de *C. membranacea*. Est: semillas tomadas directamente de los estómagos. Lav: semillas a las que se les removi6 la pulpa mecánicamente. Pez: semillas con un tránsito digestivo completo. Pulpa: semillas con la pulpa intacta.

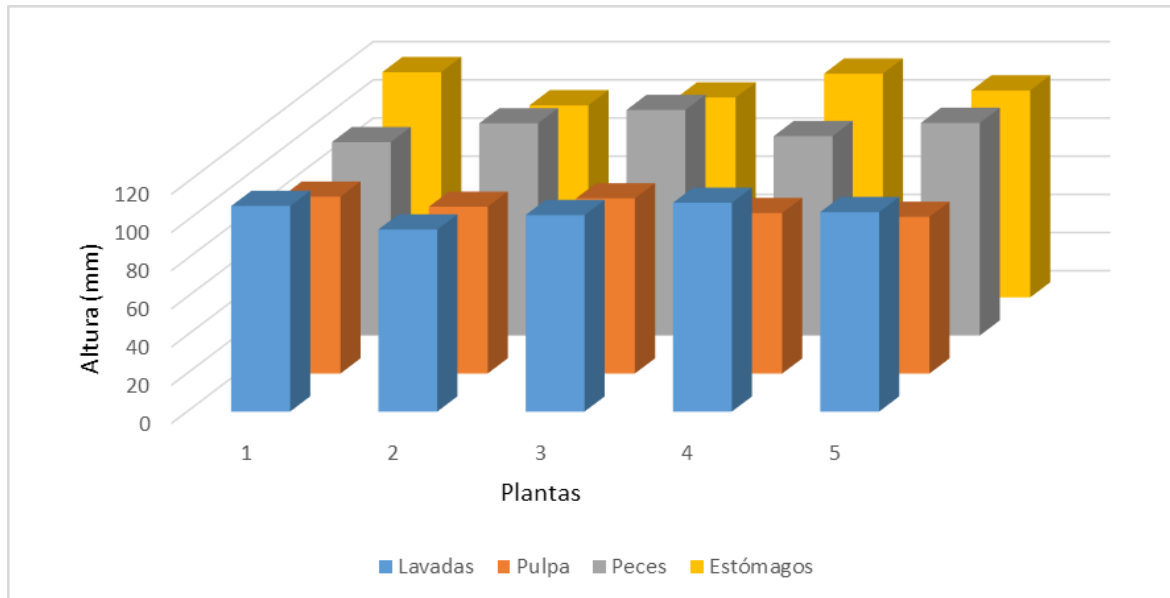


4.4.3 Viabilidad

De las plántulas de *C. latiloba* provenientes de las semillas germinadas y seleccionadas en cada uno de los tratamientos, las que presentaron una mayor altura al cabo de los 65 días de mediciones fueron aquellas cuyas semillas atravesaron todo el tracto digestivo de los ejemplares de gamitana ($U = 0,0001$). Por su parte, las plántulas de las semillas sin pulpa (lavadas) alcanzaron una mayor altura con respecto a las de las semillas con pulpa (control $U = 0,001$; Figura 4-17). Estos resultados se confirmaron con los valores obtenidos por la prueba de Kruskal – Wallis ($p = 5,6E^{-8}$).

Es importante señalar que todas las semillas de esta especie que se sembraron lograron generar plántulas, lo cual implica una viabilidad del 100% para todos los tratamientos. La Figura 4-18 muestra ejemplos de algunas semillas germinadas.

Figura 4-17: Alturas máximas (mm) de las plántulas de *C. latiloba*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.

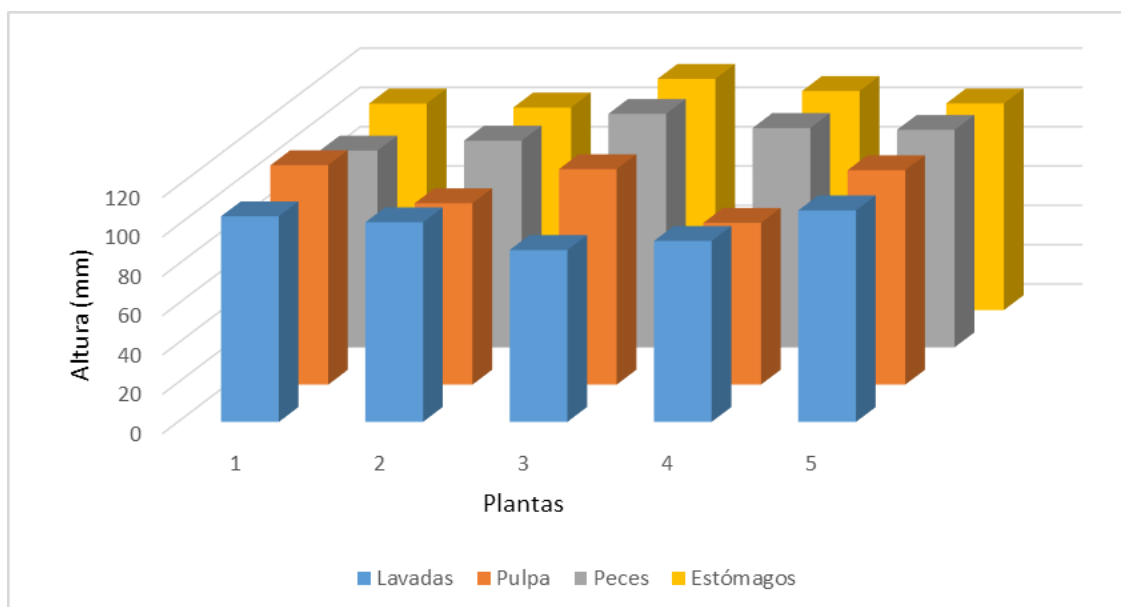


De igual manera a como ocurrió con *C. latiloba*, las plántulas de las semillas de *C. membranacea* que fueron consumidas por las gamitanas alcanzaron mayores alturas después de 65 días de crecimiento ($U = 0,001$). A su vez, de los dos tratamientos de semillas no ingeridas por los peces, aquellas a las que se les removió la pulpa generaron plántulas con una altura mayor ($U = 0,0001$; Figura 4-19). La prueba de Kruskal – Wallis confirmó este resultado ($p = 5,7E^{-8}$). Para *C. membranacea* la viabilidad también fue del 100% en todos los tratamientos.

Figura 4-18: Germinación de las semillas provenientes de los tratamientos. Izquierda: *C. latiloba*; en medio: *C. membranacea*; derecha: ambas especies, en el extremo derecho *C. latiloba* y a la izquierda *C. membranacea*.



Figura 4-19: Alturas máximas (mm) de las plántulas de *Cecropia membranacea*. Lavadas: semillas a las que se les removió la pulpa mecánicamente. Pulpa: semillas con pulpa intacta. Peces: semillas con tránsito digestivo completo. Estómagos: semillas tomadas directamente de los estómagos.



En la Tabla 4-6 se muestran las alturas medias y las desviaciones estándar para las plántulas de ambas especies vegetales. A pesar de que los tratamientos que involucran a la gamitana generaron las plántulas más altas ($U= 0,0001$), también tuvieron una alta

variación. Las plántulas de *C. membranacea* cuyas semillas se sometieron al tratamiento control (pulpa intacta) mostraron la desviación estándar más alta.

Tabla 4-6: Alturas medias y desviaciones estándar de las plántulas de *C. latiloba* y *C. membranacea* en cada uno de los tratamientos.

	Lavadas	Pulpa	Peces	Estómagos
<i>C. latiloba</i>	103,93 (5,44)	87 (4,61)	109,12 (6,57)	109,73 (7,65)
<i>C. membranacea</i>	98,61 (8,54)	100,93 (13,01)	109,93 (7,04)	108,44 (6,01)

5. Discusión

5.1 Variables físicas y químicas de las piscinas

La constancia en las variables físico-químicas dentro de las piscinas (tabla 4-1) muestra que tanto las gamitanas como las semillas estuvieron sujetas a las mismas condiciones ambientales durante toda la fase experimental, lo que quiere decir que los efectos de la temperatura fueron iguales para todas las especies con las que se trabajó. Sin embargo, cabe resaltar que las temperaturas medias en las piscinas (23-24 °C) fueron más bajas que las temperaturas medias normales que se han registrado para los lagos de Yahuaracaca en diferentes estudios, las cuales están aproximadamente entre 4 y 5 °C (Andramunio-Acero, 2013; Torres-Bejarano, 2013; Torres-Bejarano *et al.*, 2013) por encima de la temperatura registrada en los experimentos. Esta menor temperatura en las piscinas se debió principalmente a la falta de luz solar directa, la cual fue bloqueada por la doble red de polisombra con la que se cercaron las piscinas (Figura 3-4) para evitar posibles ataques de depredadores e interacciones humanas que aumentarían el estrés de las gamitanas.

Las temperaturas relativamente bajas del agua en las piscinas pudieron crear condiciones de estrés sobre los peces. Se ha visto que la reducción en este factor generalmente ocasiona una disminución del metabolismo, junto con otras respuestas de tipo hormonal (Barton, 2002). Las temperaturas cercanas a los 28°C permiten una mayor ganancia de peso y aumentan el factor de condición y la conversión alimenticia en los cultivos de gamitanas (Rodrigues *et al.*, 2004; Carvalho *et al.*, 2005; Campos *et al.*, 2007). Estas condiciones fisiológicas están directamente relacionadas con el metabolismo alimenticio de los animales. Por lo tanto, las temperaturas a las cuales estuvieron expuestas las gamitanas pudieron haber reducido el metabolismo digestivo de los individuos, afectando así los procesos de escarificación química y por consiguiente el proceso de germinación de las semillas que estuvieron sometidas a los tratamientos dentro del tracto digestivo. Será necesario en futuros estudios realizar ensayos con varias temperaturas del agua para

definir con claridad el efecto real que puede tener esta variable sobre la germinación de las semillas ingeridas por los peces.

Por su parte, el pH neutro del agua de las piscinas fue similar al que se ha registrado en los lagos, según los estudios anteriormente mencionados.

5.2 Efecto del tamaño de *Colossoma macropomum* sobre las semillas

Según varios autores como Pollux *et al.* (2007), Galleti *et al.* (2008) y Horn *et al.* (2011), entre mayor sea el tamaño del pez, mejor será el efecto positivo sobre la germinación de las semillas. Esto se debe a que en los intestinos más largos las semillas tienen un mayor tiempo de retención estomacal e intestinal, menor riesgo de recibir daños mecánicos y menor proporción de semillas destruidas. Tales parámetros se reflejan en mayores porcentajes de germinación y de viabilidad de las semillas que son sometidas a un tránsito digestivo más prolongado.

La mejoría en el porcentaje de germinación, viabilidad y crecimiento de las semillas y plántulas de ambas especies vegetales que pasaron través de la totalidad del tracto digestivo de los peces parece indicar que este hecho favorece la ruptura en la dormancia de las semillas. Este efecto podría deberse a la acción química de los jugos gástricos sobre la testa de las semillas, que permitiría la escarificación y pronta entrada de agua en las simientes, logrando así un desarrollo mucho más rápido del embrión.

La diferencia entre el potencial hídrico existente entre el interior de la semilla y el medio externo es un limitante para la germinación. Ésta se caracteriza por una toma rápida de agua, seguida de un periodo de estabilización y una toma final de agua para culminar el proceso de germinación (Barbante, 2004). Al parecer, el tratamiento digestivo completo remueve la pulpa de las semillas liberándolas así de una presión osmótica alta y de inhibidores de germinación por medio de la abrasión de la testa (Barnea *et al.*, 1991), lo que le confiere una mayor permeabilidad y la pronta entrada de agua que agiliza la germinación. Existen microfotografías de semillas que han pasado por el tracto digestivo de aves que muestran diferencias sobre la testa (Barnea *et al.*, 1991), lo que apoya las observaciones hechas en el presente estudio.

El tamaño de la boca tiene una correlación positiva con el tamaño de los peces, especialmente en aquellos que tienen hábitos depredadores. El ancho y la apertura máxima restringen el tamaño de ítems alimenticios que pueden ser incorporados en las dietas de los peces (Nowlin *et al.*, 2006, Makrakis *et al.*, 2008). El género *Cecropia* se caracteriza por tener semillas muy pequeñas (Berg *et al.*, 2005), de manera que estas fueron aproximadamente 9 veces menores que el ancho y la apertura total de la boca de las gamitanas utilizadas en el experimento (Tablas 4-2 y 4-3). Por lo tanto, las semillas fueron consumidas con mínimos daños. Da Silva *et al.* (2003) registraron también semillas de *C. latiloba* en los intestinos de la gamitana, indicando que por su pequeño tamaño, estas simientes se encuentran generalmente intactas a lo largo del tracto digestivo del pez.

Además, aunque la longitud de su tracto digestivo pudo ser menor que la de especímenes adultos, los resultados evidencian que fue suficiente para permitir una adecuada remoción de la pulpa y una eficiente escarificación de la testa. En consecuencia, las semillas que pasaron a través del estómago y el intestino de los peces empleados en los ensayos, tuvieron un porcentaje de germinación mayor y una reducción en el tiempo necesario para la germinación.

Como se mencionó en la sección 1.4, los ejemplares de gamitana de hasta 10 cm incorporan en su dieta diferentes frutas y semillas (Goulding, 1980), lo que indica que desde una temprana etapa en la ontogenia pueden ejercer cambios sobre la viabilidad y la germinación de las semillas que consumen. Por lo tanto, no es necesario que los peces alcancen tamaños adultos para dicho fin. Es posible sin embargo que un mayor tamaño de los peces pueda provocar diferencias más evidentes entre los tratamientos, como se ha reportado en la literatura para diferentes peces (Horn, 1997; Mannheimer *et al.*, 2003; Correa *et al.*, 2007; Anderson *et al.*, 2009, 2011; Pollux, 2011, Correa *et al.*, 2015). Esta hipótesis deberá probarse en *C. macropomum* en futuros estudios.

5.3 Germinación

5.3.1 Germinación de *C. latiloba*

A pesar de que los resultados obtenidos no muestran diferencias estadísticas en el porcentaje de germinación de cada uno de los tratamientos para ambas especies de *Cecropia*, es notoria el mayor valor en este parámetro en las semillas que han pasado a

través del tracto digestivo de las gamitanas. Resultados similares encontraron Mannheimer *et al.* (2003), quienes evaluaron la germinación de las semillas de varias especies vegetales consumidas por el bagre *Auchenipterichthys longimanus*, entre ellas *C. latiloba*. Los hallazgos de estos investigadores y los de Horn (1997) tampoco mostraron diferencias significativas entre las semillas defecadas y aquellas que fueron colectadas directamente de los estómagos y de las frutas. Independientemente de los análisis estadísticos, es muy probable que el tránsito de las semillas por el sistema digestivo de las gamitanas les otorgue ciertas ventajas fisiológicas que les permite mejorar su porcentaje de germinación, como la remoción de posibles inhibidores en la pulpa y la escarificación mecánica y química de la testa (Barnea *et al.*, 1991; Naranjo *et al.*, 2003).

La sola digestión de la pulpa que rodea las semillas implica una ventaja para la germinación, pues el exocarpo tiene un efecto retardante en la germinación, como se han demostrado en otras especies vegetales (Yagihashi *et al.*, 1998; Naranjo *et al.*, 2003; Correa *et al.*, 2015). Esto quiere decir que para que la germinación ocurra es necesario la remoción o degradación del exocarpo, lo que disminuiría el tiempo requerido para que se dé el brote de la radícula a través de la testa.

Los índices de velocidad de emergencia y tiempo medio de germinación, que normalmente se emplean en estudios de vegetación (Ruiz y Terente, 2012), fueron apropiados para evaluar la respuesta de germinación de las semillas de *Cecropia* debido a que permitieron estimar el proceso y comparar los tratamientos realizados. En el caso de los ensayos con *C. latiloba*, la ingestión de semillas por los peces incrementa la velocidad de emergencia y hace que el tiempo medio de germinación sea mayor. Esto significa que las semillas de *C. latiloba* que pasan por el tracto digestivo de los peces tardan un poco más en germinar, pero cuando lo hacen, emergen a mayor velocidad, lo que podría indicar que estas semillas imbiben agua más rápidamente una vez se inicia la germinación.

5.3.2 Germinación de *C. membranacea*

La respuesta de esta especie fue diferente a la de su congénérica *C. latiloba*. En el caso de *C. membranacea*, aunque el porcentaje de germinación fue mayor (78%) en las semillas que atravesaron todo el sistema digestivo de las gamitanas, ERI fue menor (1,97) y MTG se redujo (1,27). Es decir, las semillas de esta especie consumidas por *C. macropomum* tienden a germinar más lentamente, pero en un tiempo medio menor, en comparación con

los otros tratamientos. Esto podría indicar un efecto retardante sobre las semillas ingeridas de esta especie, ya que germinan menos rápido. Probablemente esto se debe a diferencias en la composición de la pulpa, la cual puede que no sea totalmente degradada por la acción enzimática disminuyendo el ERI y el MTG, o también por falta de escarificación mecánica debido a la longitud corta del intestino en peces juveniles. Estas suposiciones requerirán futuros estudios químicos de los exocarpos de los frutos de estas plantas, así como ensayos con peces de mayor talla. Sin embargo, los resultados indican que las semillas de *C. membranacea* consumidas por *C. macropomum* podrían mostrar cierta ventaja sobre las no consumidas al germinar en un tiempo medio menor.

Las semillas de *C. membranacea* que pasaron por todo el tracto digestivo demoraron menos días en alcanzar el 50% de germinación en el experimento (T_{50}) (Tabla 4-5). Estos resultados, junto con el hábito pionero de esta planta (Berg *et al.*, 2005), podrían implicar ventajas ecológicas para la especie. Por ejemplo, podría ganar la competencia por el espacio al tener semillas que germinen en un tiempo medio menor en un determinado lugar. Esto le conferiría la oportunidad de obtener primero los nutrientes y la luz solar para desarrollarse y establecerse exitosamente. Este resultado, a pesar de no tener un sustento estadístico, parece sustentar la hipótesis planteada en este trabajo, al menos para esta especie de planta.

La mayor germinación de *C. latiloba* con respecto a *C. membranacea* en todos los tratamientos sugiere que la primera especie se encuentra mejor adaptada para ser dispersada por *C. macropomum*. Pero hay que tener presente que estas dos especies de *Cecropia* no son consumidas solamente por las gamitanas, sino que hacen parte del amplio espectro alimenticio de otros animales como primates, aves y mamíferos (Stevenson *et al.*, 1999, 2000; Stevenson, 2004; Berg *et al.*, 2005). Por lo tanto es posible que las eficiencias de germinación sean diferentes para ambas especies si se realizan los experimentos con cualquier otro grupo zoológico, de manera que las semillas de *C. membranacea* podrían verse más favorecidas cuando son dispersadas por otros animales.

5.3.3 Efectos generales sobre la germinación de las especies de *Cecropia*

Independientemente de la ausencia de significancia estadística, se observó un aumento en el porcentaje de germinación de las semillas de las dos especies vegetales cuando se

sometieron al paso completo por el tracto digestivo. Este porcentaje fue superior al obtenido con el tratamiento control de lavado mecánico, que fue el que más se le asemejó. Anderson *et al.* (2009) encontraron que las semillas de ambas especies de *Cecropia* colectadas directamente de estómagos de individuos silvestres, presentaron porcentajes de germinación más bajos que los de aquellas semillas que tuvieron un tránsito digestivo completo y que los de las semillas a las cuales se les removió la pulpa, resultados que concuerdan con los de la presente investigación.

La velocidad de germinación de las semillas de las dos especies vegetales utilizadas en los experimentos se redujo también cuando pasaron por la totalidad del tracto digestivo. Los resultados de este trabajo muestran que se necesitan entre 3 y 5 días para alcanzar la germinación, lo cual concuerda también con los datos de mayor velocidad obtenidos por Anderson *et al.* (2009). Bajo condiciones experimentales diferentes a las utilizadas en nuestra investigación, dichos autores obtuvieron tiempos de germinación entre 8 y 10 días, menores a los de las semillas no consumidas por los peces. No obstante, en algunos casos también registraron germinación en los primeros 5 días.

Los resultados muestran que los tiempos mínimos de imbibición (establecidos a través del proceso de germinación) fueron estadísticamente semejantes o iguales para todos los tratamientos en ambas especies vegetales. No obstante, este parámetro tendió a disminuir en los tratamientos donde hubo ingestión por parte de los peces (Tabla 4-4 y 4-5). Estos resultados no concluyentes podrían obedecer a las pocas muestras con las que se realizó el experimento ($n= 10$ peces para cada réplica), factor que podría cambiar en caso de aumentar este número. Sin embargo, es claro que hay una tendencia a presentar mejoras en estos parámetros por parte de aquellas semillas que tuvieron un tratamiento digestivo por parte de las gamitanas, tanto las extraídas del estómago como las que han transitado todo el tracto digestivo.

A pesar de las tendencias encontradas en este trabajo y en otros estudios similares, los experimentos que se han llevado a cabo sobre el mejoramiento de las tasas de germinación de las semillas que pasan a través del tracto digestivo de los peces han arrojado resultados contrastantes y no siempre consistentes (Parolin *et al.*, 2013). En el presente caso, una de las réplicas del tratamiento de semillas de *C. membranacea* evacuadas por los peces tuvo un porcentaje de germinación notablemente menor (Figuras 4-9 y 4-10). Casos semejantes han ocurrido en otras investigaciones como las Chick *et al.*

(2003) y Adams *et al.* (2007), quienes bajo condiciones experimentales similares obtuvieron resultados totalmente opuestos. Anderson *et al.* (2009) también reportaron mejoras en la germinación de las semillas de la planta *Duroia duckei* consumidas por *C. macropomum* en uno de sus experimentos, pero tuvieron una disminución del mismo parámetro en un segundo experimento, caso parecido a los resultados de este trabajo.

Según Pollux (2011) las causas para estos resultados contrastantes no son claras, pero pueden atribuirse al bajo número de réplicas utilizadas, al origen de las semillas y a los métodos de almacenamiento antes de realizar los experimentos. Probablemente un mayor número de casos permitiría detectar con mayor claridad los efectos de los distintos tratamientos sobre los parámetros germinación de las semillas de las especies estudiadas. En todos los tratamientos de germinación se utilizó el cloro como desinfectante. Es probable que este procedimiento también cause efectos no conocidos sobre las respuestas de las semillas colocadas en las cajas de Petri. Este es un tema para valorar en próximas investigaciones.

Aunque en algunos casos los resultados fueron contrastantes, es muy importante resaltar que las semillas no perdieron su potencial germinativo durante la trayectoria a través del tracto digestivo, ni por tener un determinado tiempo de residencia en los estómagos de los peces, lo cual coincide con los registros de otros estudios (Yagihashi *et al.*, 1998; Horn, 1997; Mannheimer *et al.*, 2003; Pollux *et al.*, 2007).

5.4 Viabilidad

Todas las semillas germinadas que fueron colectadas de los experimentos y sembradas en vasos plásticos fueron capaces de establecerse, dando origen a plántulas que continuaron con su crecimiento durante más de 60 días. Estas plántulas se sembraron en diferentes espacios de la Universidad Nacional de Colombia, Sede Amazonía luego de acabar los experimentos y las mediciones.

El vigor, es decir, la viabilidad y establecimiento de las semillas sembradas fue del 100% para todos los tratamientos. Por lo tanto, esta variable no parece verse afectada por el consumo de los peces. A pesar de que el número de ejemplares fue bajo para cada tratamiento ($n=5$), los resultados de las pruebas de Kruskal – Wallis y Mann - Whitney mostraron diferencias significativas en el crecimiento de las plántulas (ver capítulo 4.4.3).

La elongación fue significativamente mayor en las plántulas de ambas especies vegetales que provinieron de semillas sometidas a los tratamientos digestivos, con medias superiores a las de los tratamientos control (Figuras 4-17 y 4-19, y Tabla 4-6). Este resultado es notable e indica un efecto positivo del consumo de semillas por las gamitanas. Horn (1997) registró resultados semejantes y asume que estas diferencias se deben a una mayor imbibición de líquidos por las semillas mientras se encuentran dentro del tracto digestivo. Sin embargo, los tiempos mínimos de imbibición de nuestro estudio no mostraron diferencias entre los tratamientos (Tabla 4-4 y 4-5). Traveset *et al.* (2008) hallaron que la permeabilidad y el grosor de la testa de semillas que pasaron a través del tracto digestivo de un ave disminuyeron, pero no observaron diferencias en el crecimiento entre las plántulas provenientes de las semillas que pasaron por dicho tracto digestivo y las que no lo hicieron. Como se ve, es necesario realizar más investigaciones sobre este tema para dilucidar el efecto de la ingestión de las semillas sobre el desarrollo de las plántulas. Deberá valorarse la aparente favorabilidad en el crecimiento mediante un número mayor de casos, a fin de precisar si el efecto detectado es real o aleatorio.

El género *Cecropia* se caracteriza por ser de plantas pioneras que poseen adaptaciones que permiten la germinación y crecimiento rápido aún bajo condiciones difíciles. Según Parolin (2002, 2003, 2013) las plántulas de *C. latiloba* presentan un crecimiento rápido, una alta tolerancia a los periodos de inundación y no necesitan de una fuente intensa y constante de luz para la germinación. Estas características probablemente provocaron diferencias en nuestros resultados en comparación con los de otros estudios, en los que se ha experimentado con otras especies vegetales que no cuentan con estas ventajas para germinar.

5.5 Reflexiones sobre el papel de *Colossoma macropomum* como dispersor de semillas de *Cecropia latiloba* y *Cecropia membranacea*

Según Aslan *et al.* (2013) y Harrison *et al.* (2013), la frugivoría es una interacción de gran importancia entre las plantas y los animales, que contribuye al mantenimiento de la diversidad biológica y funcional dentro de las comunidades de plantas tropicales. Al actuar como dispersores o depredadores de semillas, los vertebrados influyen la dinámica de reclutamiento, los patrones de distribución y la variabilidad genética de las comunidades vegetales (Godinez-Alvarez y Jordano, 2007).

C. macropomum ha sido muy estudiado debido al amplio espectro alimenticio que presenta, consumiendo semillas y frutos de más de 40 especies de plantas (Goulding, 1980; Kubitzki y Ziburski, 1994). Sus adaptaciones fisiológicas, morfológicas y comportamentales han hecho que sea reconocida como una especie frugívora importante (Correa *et al.*, 2007). Estas características ofrecen la oportunidad de evaluar los posibles efectos que ejerce esta especie sobre las plantas que consume.

Según Polloux *et al.* (2007) la efectividad de endozoocoria, en este caso endoictiocoria, depende de factores como la probabilidad de que las semillas sean ingeridas, el tiempo de retención dentro del sistema digestivo, la resistencia de las semillas a la digestión y el cambio en la viabilidad y en el porcentaje de germinación luego del paso por el tracto digestivo. La probabilidad de que las semillas sean ingeridas se relaciona con su disponibilidad y con las preferencias alimenticias de los animales (Jordano, 1995). *C. latiloba* y *C. membranacea* son especies que producen una gran cantidad de simientes, con cifras que superan el millón de semillas por planta; son de amplia distribución y presentan frutos regularmente (Franco-Rosselli y Berg, 1997; Parolin, 2002; Berg *et al.*, 2005). Además, han sido reportadas en grandes cantidades en la dieta de *C. macropomum* (Goulding, 1980; Kubitzki y Ziburski, 1994; Lucas, 2008; Juan Monteiro, comunicación personal). Por lo tanto, la probabilidad de que la gamitana consuma las semillas de las dos especies de yarumo estudiadas es alta.

El tiempo de retención dentro del sistema digestivo, junto con los movimientos del dispersor, afectan de manera directa la distancia y dirección potencial que pueden alcanzar las semillas consumidas (Westcott *et al.*, 2005). Según los estudios de Anderson *et al.* (2011) las semillas de *Cecropia* consumidas por las gamitanas durante sus experimentos tuvieron en algunos casos un tiempo de retención estomacal superior a las 150 horas (más de 6 días) y los desplazamientos de los peces excedieron fácilmente los 200 metros de distancia. Sus modelos incluso ubican a este pez a la par con los dispersores más exitosos conocidos hasta la fecha, como el elefante asiático.

Los movimientos de las gamitanas no sólo se dan en el gradiente longitudinal del curso de los ríos. Durante las migraciones se sabe que entran en las planicies inundadas durante la época de aguas altas, de manera que también se desplazan en el gradiente lateral (Anderson *et al.*, 2009; Anderson *et al.*, 2011; Horn *et al.*, 2011). Los dos tipos de movimientos convierten a *C. macropomum* en un vector que puede distribuir las semillas

que consume en todas las direcciones posibles, dentro de los cuerpos de agua y en sus áreas de inundación.

La resistencia de las semillas a la digestión determina la probabilidad de supervivencia durante el tránsito digestivo (Pollux *et al.*, 2005). Esta resistencia es independiente de la viabilidad y de la tasa de germinación de las semillas evacuadas, que pueden aumentar, disminuir o no presentar ningún cambio. Sin embargo, el conjunto de todas estas variables determina la probabilidad final de germinación y de establecimiento efectivo de las semillas que han pasado por el tracto digestivo (Pollux *et al.*, 2007). Goulding (1980), Mannheimer *et al.* (2003) y Anderson *et al.* (2009, 2011) encontraron que las semillas de diferentes especies de *Cecropia* son capaces de germinar luego de pasar por el tracto digestivo no solo de las gamitanas, sino también de otras especies de peces, indicando por lo tanto que la supervivencia de las semillas no se ve alterada cuando son consumidas por estos animales.

Las observaciones en campo y en laboratorio, y los resultados experimentales obtenidos en este trabajo, concuerdan con la mayoría de estudios en los que se han utilizado las especies trabajadas. Esto permite considerar que *C. macropomum* es un dispersor eficaz de las semillas de *C. latiloba* y *C. membranacea*, ya que es capaz de consumirlas en grandes cantidades, provoca un aumento su porcentaje de germinación cuando pasan por su tracto digestivo, no disminuye su probabilidad de supervivencia y permite el establecimiento y crecimiento de las plántulas provenientes de las semillas evacuadas por el pez.

6. Conclusiones

La hipótesis que fue originalmente planteada se pudo comprobar de manera parcial, ya que si bien hubo cambios en la germinación de las semillas que son consumidas por las gamitanas, estos no mostraron diferencias estadísticamente significativas. A pesar de ello, se vio que el paso de las semillas por el tracto digestivo de los peces produjo un incremento en el porcentaje de germinación, una tendencia al mejoramiento y disminución de los tiempos de germinación y un mayor crecimiento de las plántulas. Con respecto a este último aspecto, la elongación de las plántulas procedentes de las semillas que fueron evacuadas por los peces fue mayor y mostró diferencias significativas con los otros tratamientos.

La mejoría observada en el porcentaje de germinación, viabilidad y crecimiento de las semillas y plántulas de ambas especies vegetales que estuvieron sometidas al tratamiento de ingestión por los peces ocurrió con peces juveniles y pre-adultos. Muy posiblemente, individuos de mayor talla podrían tener un efecto más evidente.

Al aumentarse el porcentaje de germinación y no afectarse la viabilidad de las semillas de *Cecropia* consumidas por la gamitana, es posible deducir que estas semillas podrán establecerse luego de ser evacuadas en las heces de los peces, de manera que podrán colonizar espacios nuevos ayudando a la sucesión, regeneración y mantenimiento de los bosques.

C. macropomum es una especie que cuenta con características morfológicas que en teoría le permiten funcionar como dispersor eficaz para un gran número de especies vegetales. A esto se suman sus rasgos fisiológicos, ecológicos y comportamentales, los cuales según la literatura hacen de la gamitana un agente de ictiocoria eficiente. La dependencia de

estas relaciones entre *C. macropomun* y las plantas es un tema que requiere aún de mucha investigación. Sin embargo, la importancia ecológica de esta especie debe resaltarse y su protección debe evaluarse a fin de encontrar un equilibrio que mantenga activos estos posibles mutualismos, pero que también proteja la producción económica de la cual hace parte.

7. Recomendaciones

Se recomienda realizar experimentos similares a los presentados en este trabajo, utilizando individuos de gamitana silvestres y provenientes de diferentes poblaciones naturales dentro de su rango de distribución. De esta manera se podría observar si este proceso natural varía de acuerdo al origen geográfico de los peces, lo que permitiría explorar las probables consecuencias ambientales que esto conlleva. La comparación de los resultados con dichos ensayos ayudaría a entender y ampliar el conocimiento que se tiene sobre el papel ecológico que tiene esta especie.

Los ensayos con gamitanas de distintos tamaños aclararían el probable efecto diferencial que pueda tener la talla de los peces sobre las variables de germinación y viabilidad de las semillas.

Es necesario aumentar el número de réplicas en los experimentos. De esta manera será posible establecer si los contrastes entre los tratamientos son lo suficientemente acentuados como para observar diferencias estadísticas, lo que puede llevar a mejores resultados y conclusiones más precisas.

Será oportuno en futuros estudios realizar ensayos con varias temperaturas del agua de los experimentos para definir con claridad el efecto real que puede tener esta variable sobre la germinación de las semillas ingeridas por los peces.

Futuros trabajos podrían evaluar la composición de los ácidos y enzimas en los jugos gástricos de la gamitana. Esto ayudará a entender su papel en la degradación del exocarpo y la escarificación de la testa de las semillas.

Se sugiere estudiar los tiempos de permanencia de las semillas en el tracto digestivo para conocer su efecto sobre la germinación y sobre la probable propagación espacial de las plantas. Además, se requiere evaluar la dispersión real de las semillas que es capaz de realizar la gamitana, es decir, valorar la capacidad de transporte que tiene este pez.

8. Anexos: Especies de estudio

8.1.1 *Colossoma macropomum*, la gamitana

▪ **Características morfológicas**

En los adultos de *C. macropomum* la cavidad bucal se caracteriza por poseer dientes molariformes, presentando dos hileras sobre la mandíbula inferior y una sola en la premaxila (estos son periódicamente reemplazados) y unos labios carnosos cubiertos con pequeñas protuberancias. Ambas características son adaptaciones para el consumo de frutos y semillas (Irish, 1986; Araujo-Lima y Goulding, 1997). Los juveniles presentan apéndices parecidos a barbillones y dientes cónicos. Presentan además una gran cantidad de branquiespinas, número que aumenta a medida que el pez crece. Estas estructuras altamente desarrolladas están asociadas a la filtración de zooplancton (Araujo-Lima y Goulding, 1997). Adicionalmente, los huesos del opérculo y preopérculo presentan un borde membranoso (Román, 1985; Galvis *et al.*, 2006).

La aleta dorsal tiene 16 radios, el primero corto; carece de una espina predorsal; las aletas adiposa y caudal son radiadas en los adultos (Machado-Allison y Fink, 1995; Lima y Goulding, 1998). La forma y coloración varían con la edad. Las larvas son fusiformes, los juveniles romboideos y partir de los 30 cm pierden esta última forma y comienzan a estirarse. En etapas tempranas hay evidencia de una mancha oscura en la parte media del cuerpo, la cual es reemplazada por varias marcas ovaladas para cuando alcanzan los 10 cm de longitud (Goulding y Carvalho, 1982; Araujo-Lima y Goulding, 1997). Cuando llegan a la etapa adulta la coloración en la parte ventral es oscura, casi negra, mientras que en la parte dorsal puede ser amarillo verdosa (Machado-Allison y Fink, 1995).

Es importante tener en cuenta que la coloración de la especie puede variar dependiendo del tipo de aguas donde habiten. Por ejemplo, en ríos de aguas oscuras los peces son en su totalidad casi negros, en los ríos claros presentan un color verde oliva en la parte dorsal y un color verde oscuro en la parte ventral, mientras que en los ríos blancos los individuos tienen a ser un color más amarilloso (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

▪ **Reproducción**

Esta etapa del ciclo de vida ocurre durante un periodo de cinco meses y comienza con el inicio del periodo de lluvias (Pinheiro, 1985, Mojica *et al.*, 2012). En la parte media del río Amazonas esta etapa del año corresponde a los meses de noviembre a abril, mientras que para la parte norte del Orinoco ocurre de mayo a agosto (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

El desove lo realizan en los canales de los ríos y no en las planicies de inundación. Se ubican cerca de las orillas donde probablemente buscan microhábitats donde pueden evadir la turbulencia y las superficies abrasivas, lo que le permitiría a los huevos tener una probabilidad más alta de supervivencia (Araujo-Lima y Goulding, 1997).

C. macropomum presenta una relación lineal entre el número de ovocitos y el tamaño del cuerpo. Su producción se encuentra relacionada con la cantidad de energía que la hembra fue capaz de conseguir durante la época de aguas altas (Araujo-Lima y Goulding, 1997). Una hembra adulta de gran tamaño logra producir cerca de un millón de ovocitos, aunque el promedio es de 500.000 (Novoa, 2002).

Los huevos tienen un diámetro promedio de 13,1 mm y un peso de 0,86 mg (Araujo-Lima, 1994; Araujo-Lima y Goulding, 1997). Son ricos en lípidos y más de la mitad de su masa es agua. La alta proporción de grasas sugiere que el ovocito favorece otros aspectos del metabolismo diferentes al crecimiento (Araujo-Lima y Goulding, 1997). Esta adaptación es necesaria ya que las larvas deben resistir el periodo de inanición mientras que son transportadas corriente abajo (Araujo-Lima, 1994).

- ***Amenazas sobre la especie, situación actual y estado de conservación***

La principal amenaza para la especie sigue siendo la sobrepesca producida por la actividad comercial, debido principalmente a que el control del desarrollo pesquero y acuícola en Colombia se limita a la reglamentación de vedas, la regulación de artes de pesca, de tallas mínimas de captura y de áreas de pesca, pero no incluye cuotas límite de pesca ni capturas máximas permitidas por unidad de esfuerzo pesquero. Se cree que hay indicios de declive en las poblaciones naturales principalmente por la declinación en los volúmenes de capturas y tallas, siendo raro encontrar individuos por encima de los 15 kg (Mojica *et al.*, 2012).

A partir del año 1981, con la resolución 1087, Colombia estableció que la talla mínima de captura en la cuenca del Orinoco es de 60 cm, y para las cuencas de los ríos Caquetá y Amazonas es de 51 cm. Según Mojica *et al.* (2012), se necesitan proyectos pesqueros de evaluación y seguimiento de las poblaciones de la gamitana en las diferentes cuencas del país. Así mismo, debe tenerse en cuenta que es un recurso compartido entre diferentes países y por lo tanto se requieren estrategias transfronterizas para la protección y conservación de la especie. El trabajo y educación en conjunto con las comunidades de pescadores en las cuencas de la Amazonía y la Orinoquía son necesarias para establecer planes pesqueros en los cuales se utilicen artes de pesca, lugares y temporadas de pesca adecuados.

8.1.2 Cecropia latiloba

- ***Características morfológicas***

Se diferencia por poseer una triquilia (cubierta densa de tricomas, ubicada abaxialmente en la base ampliada del pecíolo de las hojas adultas) expuesta y fusionada, con pelos de color blanco del mismo tamaño que el indumento café; las estípulas, que pueden variar en número entre 8 y 13 y poseer una coloración rojo brillante u oscuro, casi café, pueden ser caducas o subpersistentes y se encuentran cubiertas por pelos (Berg *et al.*, 2005).

La lámina foliar puede ser cartacea o subcoriacea, con un ancho cercano a los 20 cm y un largo aproximado de 55 cm; cuenta con un número de segmentos entre 5 y 12, con menos

de 25 pares de venas laterales en la parte media del segmento. Presenta un indumento aracnoide sobre las areolas, el cual es escabroso en la superficie. Se encuentra unida al peciolo muy cerca de su base y los ápices de sus lóbulos son obtusos (Berg *et al.*, 2005).

Las inflorescencias estaminadas siempre son pares, el pedúnculo erecto con una longitud variable entre 4 y 10 cm. La espata puede tener una longitud entre 9 y 12 cm y una coloración rosada o rojiza, con un indumento aracnoide por fuera y glabroso por dentro. Las flores presentan un perianto tubular con el ápice convexo o plano, las anteras pueden alcanzar una longitud de 0,5 mm y se mantienen unidas al filamento por medio de dos conexiones filiformes (Berg *et al.*, 2005).

Las inflorescencias pistiladas son pares y pendulares, el pedúnculo puede alcanzar los 17 cm en longitud, mientras que el espádice 15 cm. Presenta un raquis glabroso. Las flores tienen un perianto tubular que alcanza los 4 mm en longitud, con un indumento aracnoideo en la parte exterior del ápice, el cual puede ser cóncavo o convexo (Berg *et al.*, 2005).

▪ **Fenología**

Según Berg *et al.* (2005) *C. latiloba* presenta un patrón muy claro en su fenología, al menos en la parte media de la cuenca del río Amazonas. Al habitar las planicies de inundación, se encuentra fuertemente ligada a las inundaciones temporales. Así, esta especie florece cuando los niveles de agua se encuentran en su máximo nivel y fructifican cuando el nivel de agua comienza a descender, ya que es cuando las riberas de los ríos se encuentran disponibles para el establecimiento de las plántulas. Según Zalamea *et al.* (2011), el material de herbario revisado por estos autores muestra un periodo de florecimiento entre enero y diciembre, lo que contrasta con lo encontrado en la literatura, que establece el periodo de florecimiento entre abril y agosto, con un pico en mayo.

La estrecha relación entre esta especie y el pulso de inundación, junto con la gran amplitud que tiene la cuenca amazónica, interfieren en los patrones de fenología. Al estar ampliamente distribuida, se encuentra sujeta a las diferentes pautas de inundación de los sectores norte y sur. Aquellas poblaciones que se hallan en la parte sur concordarán con los periodos de inundación de los afluentes de este sector, los cuales comienzan entre septiembre y octubre y alcanzan un máximo entre marzo y abril. Difieren por tanto de las

poblaciones en la parte norte, donde los afluentes comienzan a inundarse entre marzo y abril, con el pico entre junio y julio (Goulding, 1980).

▪ ***Polinización***

Muchos de los rasgos que presentan las flores estaminadas, junto con diferentes observaciones en campo, indican que el género se encuentra generalmente adaptado para tener una polinización mediada por el viento. Este proceso se puede dar por el movimiento producido por el viento, ya que este permite la liberación del polen, o por la separación de las anteras (Parolin, 2002; Berg *et al.*, 2005).

Se sabe que hay pequeños escarabajos y moscas que utilizan las inflorescencias como sitios de apareamiento, por lo que probablemente pueden jugar un papel importante en la polinización (Andrade, 1984 en Berg *et al.*, 2005).

▪ ***Usos y nombres comunes***

Las especies de este género son utilizadas de diferentes maneras, variando entre cada una de las localidades, regiones, países y comunidades.

Medicinalmente los indígenas del río Apaporis mastican la inflorescencia para aliviar los dolores de la cavidad bucal. En Brasil y Colombia se cree que la savia de la raíz es un potente diurético, aumenta la energía del músculo cardíaco y es útil en el tratamiento de la hepatitis, úlceras, asma y neumonía. En Venezuela las hojas tostadas y pulverizadas son utilizadas como cicatrizantes (Schultes y Raffauf, 1990; García-Barriga, 1992).

En Nariño, Colombia, las ramas son utilizadas para hacer instrumentos de percusión y flautas, y en otras partes para la elaboración de fósforos. Las fibras de la corteza se emplean en las cuerdas de los arcos y como hamacas (Berg *et al.*, 2005).

En Leticia, Colombia, las cenizas de las hojas de *C. latiloba* son utilizadas en combinación junto con las hojas de coca (*Erythroxylum sp*) en la elaboración del mambe (Juan Monterio¹ y Tommaso Fanciotti², comunicación personal). Esta combinación reduce la acidez de la coca cuando es masticada y funciona como un liberador del alcaloide de la hoja (Plowman, 1984; Figura 8-1).

Figura 8-1: Elaboración del mambe con las cenizas de las hojas de *Cecropia latiloba*. Fotografías de Tommaso Fanciotti.



Al igual que los usos que se le dan a las diferentes especies, los nombres comunes varían en los distintos países y regiones. En Colombia se puede conocer como Guarumo en la costa atlántica o Yarumo en la región de la Amazonía y Orinoquía. En Venezuela se conoce con el nombre de Yagrumo, en Brasil con Imbaúba y en Perú como Setico (Goulding, 1980; Berg *et al.*, 2005).

8.1.3 *Cecropia membranacea*

▪ Características morfológicas

Se distingue por tener una triquilia expuesta y fusionada, con un indumento de color café mezclado con pelos de color blanco y cortos. Las estípulas puede tener una longitud

¹ Asociación de pescadores de Amazonas (ASOPESCAN), guía local en la ciudad de Leticia, Amazonas.

² Estudiante de maestría en Antropología, Universidad de Torino, Italia.

variable entre los 8 y 20 cm, usualmente de color verde, a veces rojo opaco con textura glabrosa (Berg *et al.*, 2005).

La lámina foliar puede ser cartacea o subcoriacea, con un ancho de 40 cm y un largo de 80 cm, presenta 8 a 10 segmentos, con 10 a 13 pares de venas en la parte libre del segmento medio. El haz tiene una superficie lisa, puberulosa sobre las venas y escaso indumento aracnoideo, mientras que el envés tiene pelos largos uncinados, con el indumento aracnoide confinado al margen. El peciolo puede tener una longitud entre los 40 y 75 cm y es glabroso. Los ápices de los lóbulos son acuminados (Berg *et al.*, 2005).

Las inflorescencias estaminadas se presentan siempre en pares y de manera pendular, con un pedúnculo de longitud entre 4 y 6 cm que puede ser puberuloso, una espata que alcanza los 10 cm con un color blanco-amarillento y glabrosa por dentro. Las flores estaminadas tienen un perianto en forma de copa de 0,8 mm de largo, con pelos rígidos en la parte superior y los filamentos hinchados, anteras de 0,5 mm de largo, sin apendicular (Berg *et al.*, 2005).

Las inflorescencias pistiladas son pares y pendulares; pedúnculo de 5 – 15 cm de longitud; espata de 12 – 18 cm, color blanco-amarillento y glabrosa por dentro. Las flores pistiladas tienen un perianto de 2 mm de longitud, con indumento aracnoideo en la parte inferior del ápice, el cual es convexo; estigma penicilado. Fruto oblongoide (Berg *et al.*, 2005).

▪ **Fenología**

Stevenson *et al.* (1999) clasificaron los tipos de bosques en la Amazonía colombiana cercanos a la Sierra de la Macarena y ubicaron a esta especie en las formaciones de planicies de origen reciente, situándola dentro de dos subtipos: el bosque ripario y las partes altas que se inundan ocasionalmente, donde es dominante. Por lo tanto, al igual que *C. latiloba*, esta especie se encuentra fuertemente ligada al pulso de inundación, y sus periodos de floración y fructificación dependen claramente de la precipitación y de los niveles de agua de los ríos.

Otros estudios fenológicos muestran que la producción de hojas de esta especie no muestra grandes variaciones durante el año, detectando un patrón de floración con dos

picos, el primero al final de la temporada de lluvias y el segundo durante la temporada seca, es decir, entre septiembre – noviembre y marzo – abril, respectivamente (Stevenson, 2004).

▪ **Polinización**

Al igual que el resto de especies del género, *C. membranacea* está adaptada a la polinización por el viento, pues el polen es seco y grandes cantidades de este es liberado cuando las inflorescencias se mueven o son tocadas (Berg *et al.*, 2005).

Como se señaló con anterioridad, el registro de insectos que utilizan las inflorescencias como lugares de apareamiento puede indicar que éstos tienen un papel importante en la polinización de estas plantas (Andrade, 1984 en Berg *et al.*, 2005).

▪ **Usos y nombres comunes**

Al igual que la otra especie de *Cecropia* descrita, *C. membranacea* tiene usos y nombre comunes distintos a lo largo de Centro América y Suramérica. En Puerto Rico y otros países centro americanos, medicinalmente sus hojas y corteza son consideradas un excelente astringente y por lo tanto se emplean como hemostático en las úlceras. También se utiliza como un depresor del sistema nervioso central (calmante), antiasmático y expectorante. El látex de las hojas y tallos son empleados para la eliminación de verrugas, callos y herpes (Núñez, 1992)

En Leticia, las hojas de *C. membranacea* son utilizadas para envolver alimentos perecederos como las carnes y así mantener su conservación hasta por 7 días (Juan Monteiro, comunicación personal). Entre las comunidades del Km. 6 vía Leticia – Tarapacá, el cocimiento de las hojas se usa como tratamiento para las infecciones genitales (Pérez, 2007).

Bibliografía

- Adams, S., Hamel, P., Connor, K., Burke, B., Gardiner, E., Wise, D. 2007. Potential roles of fish, birds, and water in swamp privet (*Forestiera acuminata*) seed dispersal. *Southeastern Naturalist*. 6: 669 – 682.
- Agudelo, E., Pineda, I., Ramírez, H., Acosta, A., Ajiaco, R., Usma, J., González, G. 2011. *Colossoma macropomum* (Characiformes, Characidae) Capítulo 7. En: Lasso, C. Agudelo, A., Jiménez, F., Ramírez, H., Morales, M., Ajiaco, R., Gutiérrez, F., Usma, S., Muñoz, E., Sanabria, A. (eds.) Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros continentales de Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Anderson, J., Saldaña-Rojas, J., Flecker, A. 2009. High-quality seed dispersal by fruit-eating fishes in Amazonian floodplain habitats. *Oecologia*. 161: 279 – 290.
- Anderson, J., Nuttle, T., Saldaña-Rojas, J., Pendergast, T., Flecker, A. 2011. Extremely long-distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *Proceedings of The Royal Society*. 282(1818): 1–7.
- Andrade-Sossa, C., García-Folleco, M., Rodríguez-Munar, C., Duque, S., Realpe, E. 2011. Efectos de la fluctuación del nivel del agua sobre la estructura del ensamble de rotíferos en el Lago Largo (Sistema Yahuaraca – Llanura de inundación del río Amazonas – Colombia). *Caldasia*, 33(2): 519 – 537.
- Andramunio-Acero, C. 2013. Dinámica sucesional y ecología trófica de la comunidad perifítica en dos ambientes del sistema lagunar de Yahuaraca (Amazonas, Colombia). Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia sede Amazonia, Leticia, Colombia.
- Araujo-Lima, C. 1994. Egg size and larval development in Central Amazon fish. *Journal of fish biology*. 44: 371 – 389.

- Araujo-Lima, C., Goulding, M. 1997. So fruitful a fish: ecology, conservation, and aquaculture of the Amazon's Tambaqui. Columbia University Press. USA.
- Aslan, C., Zavaleta, E., Tershy, B., Croll, D. 2013. Mutualism disruption threatens global plant biodiversity: a systematic review. PLoS ONE. 8(6): e66993.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y., Friedman, J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination?. Functional Ecology. 5(3): 394 – 402.
- Barbante, G. 2004. Capítulo 17: Germinação. En: Fisiologia vegetal. Editora: Guanabara Koogan. Rio de Janeiro.
- Barton, B. 2002. Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference in changes in circulating corticosteroids. Inter. Comp. Biol. 42: 517 – 525.
- Berg, C., Franco-Rosselli, P., Davidson, W. 2005. *Cecropia*. Flora Neotropica. 94: 1 – 230.
- Blanco-Parra, M., Bejarano-Rodríguez, I. 2006. Diet and reproduction of the main fish species from the Mesay river (Colombian Amazon region) during the flooding season. Rev. Biol. Trop. 54: 853-859.
- Campos, E., Gomes, L., Martins-Junior, H., Roubach, R. 2007. Produtividade de tambaqui criado em tanque-rede com diferentes taxas de alimentação. Ciencia Rural. 37(4): 1109 – 1115.
- Carvalho, L., Campos, E., Martins, H., Roubach, R., Akufumi, E., de Paula, J. 2005. Cage culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*) in a central Amazon floodplain lake. Aquaculture. 253: 374 – 384.
- Correa, S. 2012. Trophic ecology of frugivorous fishes in floodplain forests of the Colombian Amazon. Doctoral Thesis. Texas A&M University, College Station, USA.
- Correa, S., Winemiller, K., López-fernández, H., Galetti, M. 2007. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. BioScience. 57(9): 748 – 756.
- Correa, S., Costa-Pereira, R., Fleming, T., Goulding, M., Anderson, J. 2015. Neotropical fish-fruit interactions: Eco-evolutionary dynamics and conservation. Biological Reviews. 90: 1263 – 1278.

- Da Silva, J.A., Pereira-Filho, M., Oliveria-Pereira, M.I. 2003. Valor nutricional e energético de espécies vegetais importantes na alimentação do Tambaqui. *Acta Amaz.* 33(4): 687-700.
- Galvis, G., Mojica, J., Duque, S., Castellanos, C., Sánchez-Duarte, P., Arce, M., Gutiérrez, A., Jiménez, L., Santos, M., Vejarano, S., Arbeláez, F., Prieto, E., Leiva, M. 2006. Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie de guías tropicales de campo No 5. Conservación Internacional. Ed. Panamerica. Bogotá.
- Garcia-Barriga, Hernando. 1992. Flora medicinal de Colombia: Botanica médica. Ed. Tercer Mundo, Bogotá.
- Galleti, M., Donatti, C., Pizo, M., Giacomini, H. 2008. Big fish are the best: seed dispersal of *Bactris glaucescens* by the Pacu fish (*Piaractus mesopotamicus*) in the Pantanal, Brazil. *Biotropica*. 40(3): 386 – 389.
- Chick, J., Cosgriff, R., Gittinger, L. 2003. Fish as potential dispersal agents for floodplain plants: first evidence in North America. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 60: 1437 – 1439.
- Godinez-Alvarez, H., Jordano, P. 2007. An empirical approach to analysing the demographic consequences of seed dispersal by frugivores. En: Dennis, J., Schupp, E., Green, R., Wescott, D. (eds.) *Frugivory and seed dispersal: theory and applications in a changing world*. pp. 391 – 406. CABI, Cambridge.
- Gomes, L., Campos, E., Martins-Junior, H., Roubach, R., Akifumi, E., Lourenço, J. 2006. Cage culture of tambaqui (*Colossoma macropomum*) in a central Amazon floodplain lake. *Aquaculture*. 253: 374 -384.
- Gottsberger, G. 1978. Seed dispersal by fish in the inundated regions oh Humaitá, Amazonia. *Biotropica*. 10: 170 – 183.
- Goulding, M., Smith, N., Mahar, D. 1996. *Floods of fortune. Ecology y economy along the Amazon*. Columbia University Press. New York, USA.
- Goulding, M. 1980. *The fish and the forest: explorations in Amazonian natural history*. University of California Press. Berkeley, California.

- Goulding, M., Carvalho, M. 1982. Life history and management of the Tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): an important Amazonian food fish. *Revta. Bras. Zool.* 1(2): 107 – 133.
- Gutiérrez, F. 2006. Estado de conocimiento de especies invasoras: propuesta de lineamientos para el control de los impactos. Instituto Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Harrison, R., Tan, S., Plotkin, J., Slik, F., Detto, M., Brenes, T., Itoh, A., Davies, S. 2013. Consequences of defaunation for a tropical tree community. *Ecology Letters*. 16: 25 – 35.
- Herrera, C. 1989. Seed dispersal by animals: a role in angiosperm diversification?. *Am. Nat.* 133: 309 – 322.
- Herrera, C. 2002. Seed dispersal by vertebrates. En: Herrera, C., Pellmyr, O. (eds.) *Plant-Animal interactions: an evolutionary approach*. Oxford. Blackwell Science.
- Holthuijzen, A., Boerboom, J. 1982. The *Cecropia* seedbank in Suriname lowland rain forest. *Biotropica*. 14: 62 – 68.
- Horn, M. 1997. Evidence for dispersal of fig seeds by the fruit-eating Characid fish *Brycon guatemalensis* Regan in a Costa Rican Tropical Rain Forest. *Oecologia*. 109(2): 259 – 264.
- Horn, M., Correa, S., Parolin, P., Pollux, B., Anderson, J., Lucas, C., Widmann, P., Tjiu, A., Galetti, M., Goulding, M. 2011. Seed dispersal by fishes in tropical and temperate fresh waters: the growing evidence. *Acta Oecologica*. 37: 561 – 577.
- Howe, H., Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201 – 228.
- Irish, F. 1986. Structure and function of the feeding apparatus of the Serrasalmine fishes *Colossoma* and *Piaractus* (Teleostei, Characidae). In: Abstracts of 66th annual meeting of the American Society of Ichthyology and Herpetology. Victoria, British Columbia. p. 57.

- Jordano, P. 2005. Frugivore-mediated selection on fruit and seed size: birds and St. Lucie's cherry, *Prunus mahaleb*. *Ecology*. 76: 26727 – 2639.
- Jordano, P. García, C., Godoy, J. García-Castaño, J. 2007. Differential contribution of frugivores to complex seed dispersal patterns. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 104: 3278 – 3282.
- Kubitzki, K., Ziburski, A. 1994. Seed dispersal in flood plain forest of Amazonia. *Biotropica*. 26: 30 – 43.
- Lasso, C., Guitierrez, F., Morales, A., Agudelo, E. Ramírez, H., Ajiaco, R. 2011. Pesquerias continentales de Colombia: Cuencas del Magdalena-Cauca, Sinú, Canalete, Atrato, Orinoco, Amazonas y Vertiente del Pacífico. Serie editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C., Colombia.
- Lima, C., Goulding, M. 1998. Os frutos do tambaqui: ecologia, conservação, e cultivo amazonia. Sociedade cibil Mamirauá. Brasil.
- Lobova, T., Mori, S., Blanchard, F., Peckham, H., Charles-Dominique, P. 2003. *Cecropia* as a food source for bats in French Guiana and the significance of fruit structure in seed dispersal and longevity. *Amer. J. Bot.* 890: 388 – 403.
- Lucas, M., Baras, E., Thom, T., Duncan, A., Slavík, O. 2001. Migration of freshwater fishes. Oxford. Blackwell Science
- Lucas, C. 2008. Within flood season variation in fruit consumption and seed dispersal by two characin fishes of the amazon. *Biotropica*. 40: 581 – 589.
- Machado-Allison, A., Fink, W. 1995. Sinopsis de las especies de la subfamilia Serrasalminae presentes en la cuenca del río Orinoco. Claves, diagnosis e ilustraciones. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical, Museo de Biología. Peces de Venezuela.
- Mago-Leccia, F. 1970. Lista de los peces de Venezuela. Ministerio de agricultura y cría. Oficina Nacional de Pesca. Caracas, Venezuela.

- Makrakis, M., Nakatani, K., Bialetzki, L., Gomes, L., Sanches, P., Baumgartner, G. 2008. Relationship between gape size and feeding selectivity of fish larvae from a Neotropical reservoir. *Journal of Fish Biology*. 72: 1690 – 1707.
- Maldonado, L.E. 2004. Biología de la reproducción y crecimiento de *Colossoma macropomum* en la amazonía boliviana. Tesis Magister. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Mannheimer, S., Bevilacqua, G. 2003. Evidence for seed dispersal by the catfish *Auchenipterichthys longimanus* in an Amazonian lake. *J. Trop. Ecol.* 19: 215 – 218.
- Mojica, J., Usma, S., Álvarez, R., Lasso, C. 2012. Libro rojo de peces dulceacuícolas de Colombia 2012. Instituto de investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, WWF Colombia y Universidad de Manizales. Bogotá D.C. Colombia.
- Murillo, J. 2001. Participación indígena y territorio: Ordenamiento territorial en Leticia. Universidad Nacional de Colombia – Sede Leticia. Leticia, Amazonas.
- Naranjo, M., Rengifo, C., Soriano, P. 2003. Effect of ingestión by bats and birds on seed germination of *Sternocereus griseus* and *Subpilocereus repandus* (Cactaceae). *Journal of Tropical Ecology*. 19(1): 19 – 25.
- Novoa, D. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: presente y futuro. Instituto nacional de la pesca y acuicultura -INAPESCA-. Ministerio de agricultura y tierra. Caracas, Venezuela.
- Nowlin, W., Drenner, R., Guckenberger, K., Laudén, M., Alonso, T., Fennell, J., Smith, J. 2006. Gape limitation, prey size refuges and the top-down impacts of piscivorous largemouth bass in shallow pond ecosystems. *Hydrobiologia*. 563: 357 – 369.
- Núñez, E. 1992. Plantas medicinales de Puerto Rico. Universidad de Puerto Rico. San Juan, Puerto Rico.
- Núñez-Avellaneda, M., Duque, S. 2001 Fitoplancton en algunos ríos y lagos de la Amazonia colombiana. En: Franky, C., Zárate C. (eds). Imani Mundo: estudios en la Amazonia colombiana. Unibiblos. Bogotá, Colombia.

- Otero, J., Botero, P. 1997. Aspectos fisiográficos y edafológicos. En: Zonificación ambiental para el plan de modelo colombo – brasileiro (eje Apaporis – Tabatinga). Instituto geográfico Agustín Codazzi. Bogotá, Colombia.
- Parolin, P. 2002. Life history and environment of *Cecropia latiloba* in Amazonian floodplains. *Rev. Biol. Trop.* 50(2): 531 – 545.
- Parolin, P., Oliveira, A., Piedade, M., Wittman, F. Junk, W. 2002. Pioneer trees in amazonian floodplains: three key species form monospecific stands in different habitats. *Folia Geobotanica*. 37: 225 – 238.
- Parolin, P. 2003. Fugitive and possessive establishment strategies in Amazonian floodplain pioneers. *Folia*. 198: 436 - 443.
- Parolin, P., Wittman, F., Ferreira, L. 2013. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees – A review. *Ecotropica*. 19: 19 – 36.
- Pérez-Rúa, M. 2007. Plantas medicinales de uso popular. Comunidad San José Kilómetro 6 (Leticia, Amazonas). Trabajo de grado. Departamento de Antropología, Facultad de Ciencias Sociales y Humanas. Universidad de Antioquia. Medellín, Colombia.
- Pinheiro, A. 1985. Biología pesquería do tambaqui, *Colosoma macropomum* (Cuvier, 1818), capturado no município de Tefé, Estado do Amazonas. Tesis de Maestría, Universidade Federal do Ceará, Fortaleza.
- Plowman, T. 1984. The ethnobotany of coca (*Erythroxylum* spp., Erythroxylaceae). *Advances in Economic Botany*. 1: 62 – 111.
- Pollux, B., Santamaria, L., Ourborg, N. 2005. Differences in endozoochorous dispersal between aquatic plant species, with reference to plant population persistence in rivers. *Freshwater Biology*. 50: 232 – 242.
- Pollux, J., Ouborg, J., Van Groenendael, J., Klaassen, M. 2007. Consequences of intraspecific seed-size variation in *Sparganium emersum* for dispersal by fish. *Functional Ecology*. 21(6): 1084 – 1091.
- Pollux, J. 2011. The experimental study of seed dispersal by fish (ichthyochory). *Freshwater biology*. 56: 297 – 212.

- Prieto-Piraquive, E. 2006. Caracterización de la pesquería en las lagunas de Yahuaracaca (Amazonas, Colombia) y pautas para su manejo sostenible. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora". Barinas, Venezuela.
- R Development Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena. <https://www.r-project.org/>. Accessed 5 Sep 2015.
- Ramírez-Gil, H y Ajiaco-Martínez, R. 2002. La pesca en la baja Orinoquia colombiana: pasado, presente y futuro. Boletín Científico INPA 7: 157 – 167.
- Robertson, T., Ladley, J., Kelly, D. 2006. Assessing the benefits of frugivory for seed germination: the importance of the deinhiniton effect. Functional Ecology. 20(1): 58 – 66.
- Rodrigues, F., Carvalho, L., Campos, E., de Araújo, L. 2004. Densidade de estocagem de juvenis de tambaqui durante a recria em tanques-rede. Pesq. Agropec. Bras. 39: 357 – 362.
- Roman, B. 1985. Los peces de agua dulce de Venezuela. Ed. Biosfera. Caracas, Venezuela.
- Rosselli-Franco, P., Berg, C. 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A panbiogeographic analysis. Caldasia, 19(1-2): 285 – 296.
- Ruiz, M., Terenti, O. 2012. Germinación de cuatro pastos bajo condiciones de estrés salino. Revista Internacional de Botánica Experimental. 81: 169 – 176.
- Salcedo-Hernández, M., Duque, S., Palma, L., Torres-Bejarano, A., Montenegro, D., Bahamón, N., Lagos, L., Alvarado, L., Gómez, M., Alba, A. 2012. Evaluación histórica de la dinámica hidrológica y ecológica del fitoplancton del Sistema lagunar de Yahuaracaca, Amazonas, Colombia. Revista Mundo Amazónico. 3: 9 – 41.
- Samuels, A., Levey, J. 2005. Effects of gut passage on seed germination: do experiments answer the questions they ask?. Functional Ecology. 19: 365 – 368.

- Scharf, F., Juanes, F., Rountree, R. 2000. Predator size – prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*. 208: 229 – 248.
- Schultes, R., Raffauf, R. 1990. *The healing forest: Medicinal and toxic plants of the Northwest Amazonia*. Dioscorides Press. Portland, Oregon, USA.
- Schupp, E. 1993. Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals. *Vegetatio*. 108: 15 – 29.
- Schupp, E., Jordano, P., Gómez, J. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*. 188 (2): 333 – 353.
- Stevenson, P., Quiñones, M., Ahumada, J. 1998. Annual variation in fruiting pattern using two different methods in a lowland tropical forest, Tinigua National Park, Colombia. *Biotropica*. 30: 129 – 134.
- Stevenson, P., Quiñones, J., Ahumada, J. 2000. Influence of fruit availability on ecological overlap among four neotropical primates at Tinigua National Park. Colombia. *Biotropica*. 32: 533 – 544.
- Stevenson, P. 2004. Phenological patterns of woody vegetation at Tinigua Park, Colombia: Methodological comparisons with emphasis on fruit production. *Caldasia* 26 (1): 125 – 150.
- Stevenson, P., Suescún, M., Quiñones, M. 2004. Characterization of forest types at the CIEM, Tinigua Park, Colombia. *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia*. 14:1-20.
- Tiffney, B. 2004. Vertebrate dispersal of seed plants through time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 1 – 29.
- Traveset, A., Riera, N., Mas, R. 2001. Passage through bird guts causes interspecific differences in seed germination characteristics. *Functional Ecology*. 15 (5): 669 – 675.
- Traveset, A., Rodríguez-Pérez, J. Pías, B. 2008. Seed trait changes in dispersers' guts and consequences for germination and seedling growth. *Ecology*. 89 (1): 95 – 106.

- Torres-Bejarano, A. 2013. Ecología trófica y dinámica del zooplancton en dos lagos de inundación de la amazonia colombiana. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia – Sede amazonia. Leticia, Colombia.
- Torres-Bejarano, A., Duque, S., Caraballo-García, P. 2013. Heterogeneidad espacial y temporal de las condiciones físicas y químicas de dos lagos de inundación en la amazonia colombiana. Actual. Biol. 35 (98): 63 – 76.
- Van Endem, H. 2008. Statistics for terrified biologists. Blackwell publishing. UK.
- Vargas, O., Pérez-Martínes, L. 2014. Semillas de plantas de páramo: ecología y métodos de germinación aplicados a la restauración ecológica. Grupo de restauración ecológica. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia.
- Vázquez-Yanes, C., Smith, H. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rainforest pioneer trees *Cecropia angustifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytol. 92: 477 – 485.
- Westcott, D., Bentrupperbäumer, J., Bradford, M., Mckeown, A. 2005. Incorporating patterns of disperser behavior into models of seed dispersal and its effects on estimated dispersal curves. Oecologia. 146: 57 – 67.
- Williamson, G., Mesquita, R. Ickes, K., Ganade, G. 1998. Estratégias de colonização de árvores pioneiras nos neotropicos. En: Gascon y Mouthino (eds). Floresta amazônica: dinâmica, regeneração e manejo. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA): 131 – 144.
- Wittman, F., Anhuf, D., Junk, W. 2002. Trees species distribution and community structure of central Amazonian várzea forests by remote-sensing techniques. Journal of Tropical Ecology. 18 (6): 805 – 820.
- Wittman, F., Junk, W. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. Journal of Biogeography. 30 (10): 1533 – 1544.
- Wittman, F., Junk, W., Piedade, T. 2004. The várzea forests in Amazonia: flooding and the highly dynamic geomorphology interact with natural forest succession. Forest Ecology and Management. 196: 199 – 212.

- Worbes, M., Klinge, H., Revilla, C., Martius, C. 1992. On the dynamics, floristic subdivision and geographical distribution of Várzea forests in central Amazonia. *Vegetation Sci.* 3: 553 – 564.
- Yagihashi, T., Hayasida, M., Miyamoto, T. 1998. Effects of birds ingestion on seed germination of *Sorbus commixta*. *Oecologia*. 114(2): 209 – 212.
- Zalamea, P., Muñoz, F., Stevenson, P., Timothy-Paine, C., Sarmiento, C., Sabatier, D., Heuret, P. 2011. Continental-scale patterns of *Cecropia* reproductive phenology: evidence from herbarium specimens. *Proceedings B of The Royal Society*. 278(1717): 2437–2445.